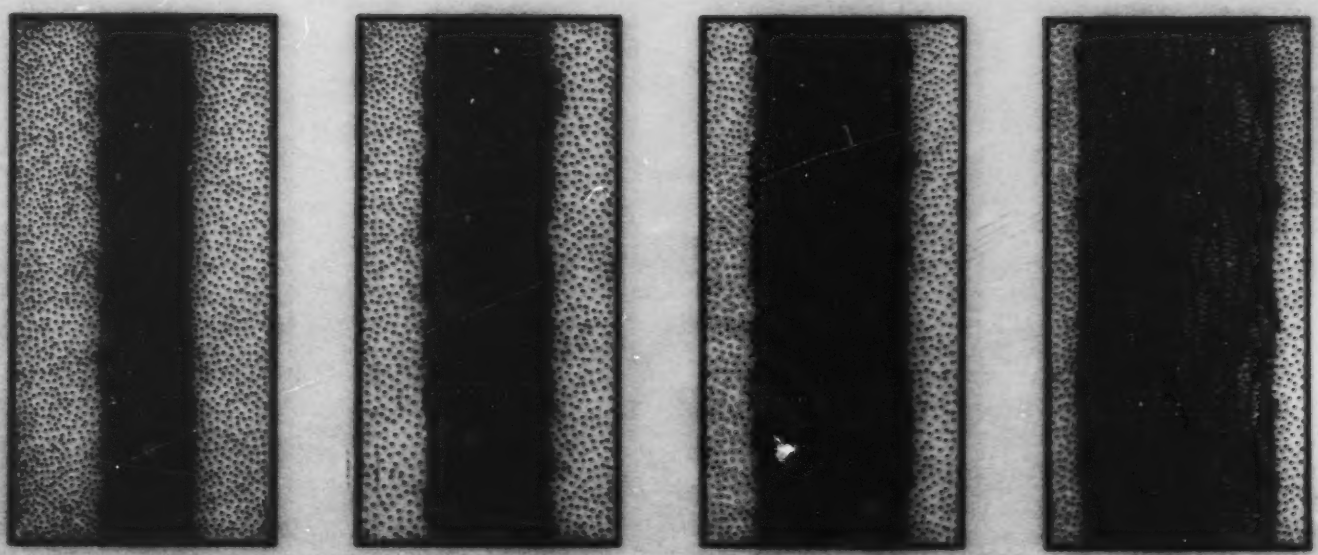
Forêts Canada
Forestry Canada

Modèle de croissance du pin rouge, fondé sur le processus de compétition

S. Magnussen et D.G. Brand

Rapport d'information PI-X-89F
Institut forestier national de Petawawa



INSTITUT FORESTIER NATIONAL DE PETAWAWA

Le mandat de l'Institut forestier national de Petawawa (IFNP), comme celui des autres établissements de Forêts Canada, est de promouvoir une meilleure gestion et une utilisation plus rationnelle des ressources forestières du Canada, pour le bien économique et social de tous les Canadiens. Les objectifs des programmes menés à l'Institut appuient ce mandat à travers la découverte, le développement, la démonstration, l'application et le transfert des innovations. En tant qu'institut national, il doit s'attacher à des problèmes qui débordent le cadre régional ou qui nécessitent des compétences particulières de même qu'un équipement non disponible aux installations régionales de Forêts Canada. La plupart du temps, les recherches sont effectuées en étroite collaboration avec le personnel des centres régionaux, des services forestiers des provinces et de l'industrie forestière.

Les travaux de recherche et les services techniques de l'Institut sont regroupés autour de cinq principales activités:

GÉNÉTIQUE FORESTIÈRE ET BIOTECHNOLOGIE — Ce programme encadre des études sur la génétique forestière, la microbiologie, la micropropagation, la génétique moléculaire et la recherche sur les semences. Il comprend également les services à la clientèle et la banque de semences du Centre national de semences forestières. Lié à plusieurs organismes internationaux, ce centre existe depuis longtemps.

SYSTÈMES D'AMÉNAGEMENT FORESTIER — Ce programme intègre en recherche et développement des opérations concernant les incendies de forêt, la télédétection, la météorologie, la modélisation, la croissance, la récolte et le relevé des insectes et des maladies des arbres (RIMA). Il permet ainsi l'élaboration et la démonstration de systèmes d'aménagement forestier.

STATISTIQUES NATIONALES SUR LES RESSOURCES FORESTIÈRES — Ce programme fournit les renseignements biologiques, techniques et socio-économiques sur les ressources forestières du Canada. Il vise le développement des bases de données et l'établissement de nouveaux logiciels et bases de données pour aider à l'élaboration des politiques forestières. Le Programme d'inventaire forestier recueille l'information sur les forêts au niveau national, maintient le Système sur les ressources forestières canadiennes et prépare l'inventaire des forêts du Canada.

COMMUNICATIONS — Ce programme regroupe les services offerts par la bibliothèque, les travaux touchant la sensibilisation du public, les renseignements, la rédaction-révision et les publications. L'Institut reçoit plus de 20 000 visiteurs chaque année. Le Centre d'accueil, des visites autoguidées et un programme éducatif complet sont ouverts à tous. C'est à l'IFNP que l'on trouve l'entrepôt et le centre de distribution national de toutes les publications scientifiques de Forêts Canada.

LA FORÊT EXPÉRIMENTALE — Outre des peuplements naturels où l'on applique divers traitements dans le cadre des plans de recherche en sylviculture, la Forêt de Petawawa, mesurant 100 km^2, comprend de vastes superficies de plantations âgées de plus de 60 ans. Les plantations expérimentales livrent des données sur la croissance et la récolte à la suite des expériences de culture. Elles fournissent aussi du matériel génétique dont le lignage est répertorié et qui se révèlent de plus en plus utiles pour les études sur la micropropagation et la génétique moléculaire. C'est un lieu par excellence pour mettre à l'essai des stratégies d'aménagement forestier à court et à long termes.

MODÈLE DE CROISSANCE DU PIN ROUGE, FONDÉ SUR LE PROCESSUS DE COMPÉTITION

S. Magnussen et D.G. Brand

Rapport d'information PI-X-89F
Institut forestier national de Petawawa
Forêts Canada
1990

93-01174/

©Ministre des Approvisionnements et Services Canada, 1990
N° de catalogue Fo46-11/89-1990F
ISBN 0-662-96151-X
ISSN 0228-0736
Imprimé au Canada

Il est possible d'obtenir sans frais des exemplaires de cette publication auprès de :

Forêts Canada
Centre d'information technique et de distribution
Institut forestier national de Petawawa
Chalk River (Ontario)
K0J 1J0

Téléphone : 613-589-2880

Des copies ou des microfiches de cette publication sont en vente à l'adresse suivante :

Micromédia Ltée
Place du Portage
165, rue Hôtel-de-Ville
Hull (Québec)
J8X 3X2

This publication is also available in English under the title **A competition process driven growth model for red pine.**

Table des matières

v Résumé/Abstract

1 Introduction

1 Description du modèle

3 La base de données

4 Résumé des données
4 Volume des tiges
4 Nombre de tiges

5 Modèles de régression du volume des tiges, de l'accroissement du volume et du taux de croissance relatif

5 Modèle de simulation
5 Taux de croissance relatif maximal
7 Estimation des paramètres a et b selon la parcelle et l'âge
7 Modélisation de a et de b en fonction de l'indice de densité relative (RDI) de la parcelle
11 Simulation de perturbations stochastiques

13 Mortalité

13 Validation statistique des résultats du modèle

13 Résultats de simulation et validation
13 Comparaisons des prédictions du modèle et des valeurs observées pour chaque parcelle
31 Comparaisons des prédictions générales du modèle et des valeurs observées

33 Discussion et conclusions

36 Bibliographie

Tableaux

6 1. Volume (en dm^3, avec écorce) moyen (observé) des tiges dans les parcelles d'âges et d'espacements différents. Les écarts-types sont donnés entre parenthèses.
6 2. Erreur absolue moyenne en pourcentage du volume prévu des tiges (RMAE) et coefficient de détermination (RSQ) des régressions non linéaires du volume d'une tige individuelle en fonction de l'âge (voir équation [2]).
8 3. Valeurs estimées par régression de *a* et de *b*, tirées du modèle de l'équation [1]. Les erreurs types des estimations sont donnés entre parenthèses.
11 4. Estimations de c_1-c_4 dans les équations [7] et [8].
12 5. Corrélation moyenne entre les nombres aléatoires (Z) utilisés pour obtenir les déviations aléatoires de a et de b.
t = âge (en indice)
13 6. Probabilité moyenne (P_{mort}) qu'un arbre meure durant une année donnée.
29 7. Comparaisons entre les prédictions du modèle au niveau d'une parcelle individuelle et les valeurs «observées» du volume moyen, du volume maximal, du taux de croissance relatif et de l'accroissement moyen annuel.
30 8. Comparaisons entre les prédictions générales du modèle et les valeurs observées du volume moyen, du volume maximal, du taux de croissance relatif et de l'accroissement moyen annuel.

Figures

2 1. Relation générale entre le taux de croissance relatif et les dimensions relatives d'un arbre (dimensions de l'arbre divisées par les dimensions médianes). Le RGR_{max} représente le seuil supérieur que pourrait atteindre la croissance. Les courbes t_1 à t_6 illustrent l'évolution du taux de croissance relatif dans le temps ($t_6>t_5>...>t_1$) à mesure que s'intensifie la compétition.

2 2. Indice de vitalité (*d*) en fonction de *b* et des dimensions relatives de l'arbre (*s*). Modèle : $d=a\bullet(1-e^{b\bullet s})$ où *a*=0,50.

4 3. Organigramme du modèle.

5 4. Nombre de tiges par hectare, 10 à 35 ans après la plantation, dans les parcelles servant à confirmer le modèle prédictif général.

7 5. Ligne frontière (RGR_{max}) et taux de croissance relatifs observés (les maxima des classes de dimensions de 0,018 m^3) dans les six parcelles utilisées pour établir le modèle général (voir l'équation [5]).

10 6. Modèles de régression de la relation entre le paramètre de compétition *a* (voir équations [1] et [7] pour plus de détails) et l'indice de densité relative (*RDI*). Les estimations du paramètre sont présentées au tableau 4.

10 7. Modèles de régression de la relation entre le paramètre de compétition *b* (voir équations [1] et [8] pour plus de détails) et l'indice de densité relative (*RDI*). Les estimations du paramètre sont présentées au tableau 4.

14 8. Prédictions du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) des volumes moyen, maximal et minimal des tiges au niveau de chaque parcelle. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

15 9. Prédictions du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) du taux de croissance relatif moyen (courbes descendantes de gauche à droite) et de l'accroissement moyen annuel (courbes ascendantes de gauche à droite) au niveau de chaque parcelle. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart type des prédictions).

16 10. Prédictions du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) de l'écart-type (σ), de l'asymétrie (γ_1) et de l'aplatissement (γ_2) du volume des tiges au niveau de chaque parcelle. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

18 11. Prédictions du modèle (rectangles blancs) et valeurs observées (rectangles noirs) des fréquences des dimensions de la tige (classes de dimensions de 0,018 m^3) au niveau de chaque parcelle. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

21 12. Prédictions générales du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) des volumes moyen, maximal et minimal des tiges. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type de prédictions).

22 13. Prédictions générales du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) du taux de croissance relatif moyen (courbes descendantes de gauche à droite) et de l'accroissement moyen annuel (courbes ascendantes de gauche à droite). Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

23 14. Prédictions générales du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) du l'écart-type (σ), de l'asymétrie (γ_1) et de l'aplatissement (γ_2) du volume des tiges. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

25 15. Prédictions générales du modèle (rectangles blancs) et valeurs observées (rectangles noirs) des fréquences des dimensions de la tige (classes de dimensions de 0,018 m^3). Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart type des prédictions).

Résumé

Un modèle de simulation de la croissance et de la mortalité des individus a été construit à l'aide des expériences sur l'espacement des plantations de pins rouges. Les changements des taux de croissance relatifs se rapportant à la taille des arbres, à la taille des individus par rapport à la taille moyenne de la population et à la densité du peuplement en général sont les principaux éléments du modèle. Du point de vue biologique, les paramètres du modèle permettent de mesurer le processus de compétition. Les données provenant de six essais d'espacement ont servi à créer le modèle qui a été validé par les résultats des huit autres essais d'espacement. Les simulations stochastiques s'appuient sur l'inclusion des erreurs aléatoires, mais corrélatives. D'après le volume individuel des tiges et la superficie d'un peuplement âgé de 10 ans, le modèle permet de prévoir la tendance dans la distribution du cubage des arbres jusqu'à l'âge de 35 ans. Les résultats obtenus à l'aide du modèle (résumé statistique de la distribution du cubage) sont présentés au moyen d'un graphique détaillé et ils sont comparés aux données d'observations. En général, la marge d'erreur des prévisions était inférieure à 25 % et elle était plus faible pour des périodes de prévision plus courtes. Les auteurs arrivent à la conclusion que le modèle reproduit de façon réaliste la dynamique temporelle de la distribution du cubage dans une plantation équienne de pins rouges. En raison de l'échec des prévisions de la croissance d'un peuplement pour un espacement en quinconce de plus de 3 m et du manque de précision pour un espacement de 1,2 m, l'application du modèle est restreinte à des espacements initiaux variant entre 1,5 et 3 m. Puisqu'un petit nombre de données d'entrée suffit à créer le modèle, celui-ci se révèle un outil intéressant pour simuler la croissance et la possibilité.

Abstract

A simulation model, predicting individual tree growth and mortality, is developed using data from a red pine spacing trial. Changes in relative growth rates as related to changes in tree size, the size of the individual tree relative to the median population size, and the overall stand density are central elements of the model. The model parameters are biologically interpretable as measures of the process of competition. Data from six spacings were used to develop the model whereas a different data set from eight spacings served to validate the model. Inclusion of random but correlated error components provided the basis for stochastic simulations. Based on individual stem volume and stand area at age 10 as input, the model was used to predict trends in tree volume distributions until age 35. A detailed graphical representation of model output (summary statistics of stem volume distributions) is presented and compared with observed data. Prediction errors of most results were as a rule below 25%; smaller errors were associated with shorter prediction periods. It is concluded that the model realistically generates the temporal dynamics of volume distributions in even-aged red pine plantations. Failure to predict stand development beyond a square spacing of 3.0 m, and poor predictions for the 1.2 m, spacing limits model application to initial spacings between 1.5 m and 3.0 m. The limited requirement for input data makes the model an attractive tool for growth and yield simulation.

MODÈLE DE CROISSANCE DU PIN ROUGE, FONDÉ SUR LE PROCESSUS DE COMPÉTITION

Introduction

Les aménagistes utilisent depuis longtemps des modèles de croissance forestière comme outil de prises de décision (Avery et Burkhart, 1983). Auparavant, la plupart des modèles d'aménagement visaient principalement à obtenir des prédictions fiables des caractères des arbres et du nombre moyen de tiges à l'hectare, à des âges différents (Borders et Bailey, 1986; Clutter et collab., 1983; Ek, 1974). La répartition future des classes de dimensions des tiges étant la clef d'une multitude de problèmes liés à l'aménagement forestier, une nouvelle classe de modèles, y compris ceux permettant de prédire la distribution des dimensions des tiges des peuplements, a vu le jour. Ce nouveau type de modèles prédit les paramètres d'une fonction d'une distribution connue d'après les variables de l'ensemble du peuplement. Cette opération permet, à son tour, de répartir le rendement total dans des classes de dimensions particulières (Bailey, 1980; Bailey et Dell, 1973; Hyink et Moser, 1983; Magnussen, 1986). Outre la compatibilité entre la croissance et la récolte (Clutter, 1963) et diverses autres contraintes mathématiques, ces modèles ne tentent pas de refléter la dynamique de la croissance d'un peuplement, uniquement ses résultats (Clutter et collab., 1983; Hann et Ritchie, 1988).

Les progrès accomplis en vue de l'obtention d'un modèle de croissance qui concorde avec la somme des théories actuelles ont été lents (Holdaway, 1984, Hyink et Moser, 1983), même si le processus de la compétition intraspécifique et son influence sur le développement d'un peuplement sont bien connus (Ford, 1975; Hamilton, 1969; Perry, 1985; Westoby, 1982). Les tentatives récentes effectuées pour incorporer la «loi de puissance -3/2 de l'éclaircie naturelle» dans les structures des modèles existants ont été peu fructueuses pour éclairer le processus sous-jacent de la compétition; elles n'ont permis de décrire que des résultats idéals (Hardwick, 1987; Sterba, 1975; Yoda et collab., 1963; Zeide, 1987). Plusieurs études théoriques publiées et des modèles de simulation attendent toujours d'être évalués empiriquement (Aikman et Watkinson, 1980; Ford et Diggle, 1981; Hara, 1984). Les modèles spatiaux, qui ont des indices de compétition attribués à chaque arbre comme modificateur de la croissance, exigent un grand nombre de données d'entrés, ce qui a limité leur utilisation pratique (Alemdag, 1978; Martin et Ek, 1984; Wykoff et collab., 1982).

Nous avons l'intention de présenter ici un cadre pour la modélisation de la croissance de l'arbre qui concorde avec notre théorie du processus de compétition dans une plantation équienne d'arbres forestiers. Nous avons utilisé une parcelle expérimentale d'espacement du pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) pour valider notre approche. Brand et Magnussen (1988) ont décrit le processus de compétition dans cette parcelle et dans d'autres comme étant asymétrique et bilatéral lorsque le stress causé par la densité s'intensifie. Le modèle proposé reflète ces découverts et modifie le modèle théorique de compétition unilatérale décrit par Aikman et Watkinson (1980). L'inclusion des perturbations (aléatoires) stochastiques de la croissance nous a permis de procéder à des simulations répétées et de calculer les erreurs types des résultats prédits.

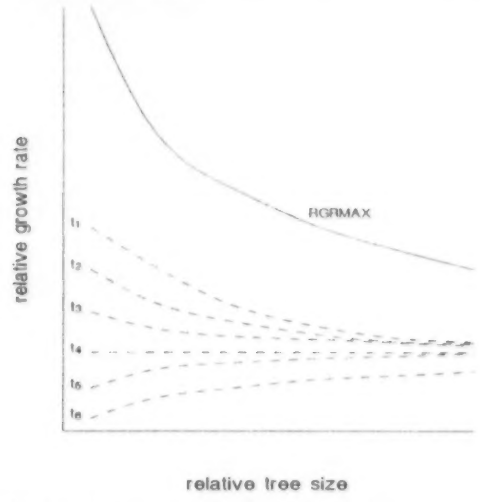
Description du modèle

La croissance d'un arbre est l'équilibre net entre les gains anaboliques (métabolisme de synthèse) et les pertes cataboliques (métabolisme de dégradation). Voir Tait, 1988. Le premier est généralement proportionnel au rayonnement photosynthétiquement utilisable (RPU) tandis que le dernier est proportionnel au poids de la plante (Harper, 1977).

La compétition des arbres à l'égard de la lumière débute lorsque la fermeture du couvert est terminée et se manifeste par des cimes qui débordent les unes sur les autres. Les arbres moins vigoureux recevront graduellement de moins en moins de RPU et leur taux de croissance dimenuera ou finira par devenir nul en raison d'une diminution du métabolisme de synthèse. Le processus de la compétition a tendance à exagérer les différences initiales de dimensions en entraînant une hiérarchisation de l'exploitation des ressources du milieu. La compétition peut être décrite en termes de symétrie et d'uni-ou de bilatéralité. La symétrie laisse entendre que les ressources sont partagées en fonction des dimensions (Weiner et Thomas, 1986). La compétition bilatérale permet de conclure que tous les membres d'une population sont touchés à un degré quelconque. Dans le cas de la compétition unilatérale, les grandes plantes n'affectent la croissance que de leurs voisins plus petits. Lors d'une étude du processus de la compétition, il est important d'utiliser les mesures de la vitalité ou l'efficacité de l'arbre, plutôt que ses dimensions. Autrement dit, les dimensions d'un arbre constituent un déterminant plus précis de la croissance que l'influence de la compétition, d'où la difficulté de déterminer le processus de la compétition comme tel. Le taux de croissance relatif est une mesure sensible de la réaction de l'arbre à la compétition de son milieu (Ford, 1975; Perry, 1985).

La relation entre le taux de croissance relatif (RGR) et les dimensions de l'arbre se modifie progressivement

à mesure qu'augmente la densité du peuplement. Dans les jeunes peuplements en croissance libre, les plus petits arbres présentent souvent les taux de croissance relatifs les plus élevés, situation inverse dans les peuplements plus âgés (Perry, 1985; Weiner et Thomas, 1986). La figure 1 montre l'allure générale des changements progressifs que subit la relation entre les dimensions de l'arbre et le taux de croissance (Perry, 1985). La courbe t_1 est celle d'un jeune peuplement en croissance libre où la compétition est à sont minimum, tandis que la courbe t_6 est celle d'un peuplement plus âgé où la concurrence est intense.



(*relative growth rate* = taux de croissance relatif;
relative tree size = dimensions relatives de l'arbre)

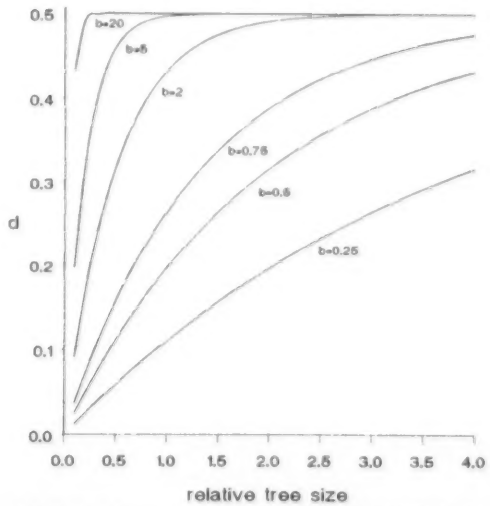
Figure 1. Relation générale entre le taux de croissance relatif et les dimensions relatives d'un arbre (dimensions de l'arbre divisées par les dimensions médianes). Le RGR_{max} représente le seuil supérieur que pourrait atteindre la croissance. Les courbes t_1 à t_6 illustrent l'évolution du taux de croissance relatif dans le temps ($t_6 > t_5 > ... > t_1$) à mesure que s'intensifie la compétition.

La figure 1 montre que les effects négatifs de la compétition sur la croissance se manifestent tout d'abord chez les arbres plus petits pour apparaître ensuite chez des arbres de plus en plus grands, à mesure que la compétition s'intensifie. Au cours des derniers stades les plus intensifs de la compétition, tous les membres d'une population voient leur croissance réduite par la densité globale du peuplement. Brand et Magnussen (1988) ont décrit plus en détail ce processus. Nous sommes arrivés à la conclusions que la compétition dans un peuplement de pins rouges est asymétrique (le partage des ressources du milieu n'est pas strictement proportionnel aux dimensions) et qu'elle est au départ unilatérale (seuls les petits arbres subissent une diminution de leur croissance) pour devenir ensuite bilatérale (les arbres plus grands sont également affectés par la compétition) à mesure qu'augmente la densité du peuplement.

Donc, il peut être très compliqué de modéliser la relation entre le taux de croissance relatif et les dimensions de l'arbre (Aikman et Watkins, 1980). On peut toutefois réduire considérablement la complexité de l'opération en introduisant le concept de seuil supérieur au taux de croissance relatif (RGR_{max}) qui définit la qualité de la station ainsi qu'un modificateur de la croissance ou indice de vitalité ($d = RGR/RGR_{max}$) qui définit la compétition, la micro-station et les effets génétiques. En portant d en ordonnée sur un graphique et les dimensions d'un arbre par rapport aux dimensions médianes de la population en abscisse, on peut décrire les changements dynamiques dans le temps à l'aide d'une seule famille des fonctions exponentielles. La figure 2 illustre une transformation des taux de croissance relatifs de la figure 1 en indices de vitalité relative. Les courbes peuvent être toutes décrites par la fonction suivante :

$$[1] \qquad d = RGR/RGR_{max} = a(1-e^{-b \bullet s}),$$

où s représente les dimensions relatives de l'arbre (s = dimensions/dimensions médianes) et a et b sont des paramètres de la compétition unilatérale à la baisse (b) et de la compétition bilatérale (a). Le paramètre a affecte tous les arbres, peu importe leurs dimensions, tandis que l'ampleur de b indique l'étendue des effets de la compétition dans les différentes classes de dimensions (voir figure 2). Un b élevé (b>20) indique que pratiquement aucun arbre n'est affecté par la compétition tandis qu'un b peu élevé (b<0,5) montre que tous les arbres du peuplement connaissent une réduction de leur croissance attribuable à la compétition. Bien que les paramètres puissent être associés à l'unilatéralité et à la bilatéralité du processus de compétition, cela ne signifie pas nécessairement que cette distinction tient toujours lors de l'ajustement des données à ce modèle. Les corré-



(*relative tree size* = dimensions relatives de l'arbre)

Figure 2. Indice de vitalité (*d*) en fonction de *b* et des dimensions relatives de l'arbre (*s*). Modèle : $d=a \bullet (1-e^{b \bullet s})$ où $a=0,50$.

lations entre a et b auront tendance à masquer cette distinction.

Le modèle prédit l'accroissement du volume des tiges des pins rouges (*Pinus resinosa* Ait.) individuels croissant dans une plantation équienne. L'espacement initial de la plantation est réputé uniforme (carré). L'accroissement est estimé à partir d'une relation particulière à la station entre les dimensions de l'arbre (volume des tiges), le taux de croissance relatif maximal (RGR_{max}) et le modificateur de la croissance d ($0 \leq d \leq 1$). La relation entre les dimensions de l'arbre et le taux de croissance relatif maximal exprime que la diminution du bilan net entre les processus anaboliques et cataboliques diminuent au fil de l'augmentation des dimensions de l'arbre. Par conséquent, les arbres plus grands ont un taux de croissance potentiel inférieur à celui des petits arbres.

L'indice de vitalité d'un arbre (d) est influencé par : *i*) la position d'un arbre au sein de la hiérarchie des dimensions du peuplement, *ii*) la densité globale (volume) de la plantation et *iii*) les déviations (positives ou négatives) apparemment aléatoires à la norme de l'état des arbres individuels (y compris la génétique), des microsites et de la compétition locale. La position de l'arbre a été déterminée en mesurant ses dimensions relatives par rapport aux dimensions médianes de la population (la médiane était préférable à la moyenne à titre de mesure d'une tendance centrale parce qu'elle n'est pas influencée par la distribution). Les densités de population (ou de plantation) ont été mesurées à l'aide d'un indice de densité relative (RDI) qui est le rapport entre le volume moyen actuel de l'arbre et son maximum théorique (Smith et Hann, 1984) d'un nombre donné de tiges vivantes par hectare.

Les vérifications du modèle de l'équation [1] ont révélé un mauvais ajustement pour les valeurs extrêmes les plus faibles de la distribution des dimensions de l'arbre. La croissance des petits arbres était immanquablement surestimée. En soustrayant la moitié des dimensions minimales de l'arbre de l'ensemble du volume des arbres avant de les diviser par la médiane, nous avons obtenu un meilleur ajustement du modèle pour ces très petits arbres : $s = (vol - vol_{min}/2)/médiane$.

La mortalité peut être soit provoquée par la densité (c.-à-d. concentrée chez les arbres plus petits) soit aléatoire (dégâts causés par le porcs-épic, la foudre, le vent (chablis), les insectes et les maladies). Voir Belli et Ek, 1988; Buchman, 1985. Dans la version du modèle de croissance présenté, nous n'avons utilisé qu'une simple table de mortalité (âge de la mort connu pour chaque arbre) pour tenir compte de la mortalité. Une section ultérieure présente une approche de modélisation intégrée pour la mortalité. Chacun des arbres morts dans les parcelles d'échantillonnage ont été éliminés après la saison de végétation pendant laquelle ils ont succombé. Brand et Magnussen (1988) donnent de plus amples détails sur les observations de la mortalité qui ont été consignées.

La figure 3 présente un résumé des étapes successives du modèle de croissance. Les éléments stochastiques de la croissance ont été introduits par l'intermédiaire des «erreurs» aléatoires, mais corrélatives dans les variables du modèle. Les prédictions de croissance devraient donc varier dans l'ordinateur d'un passage du modèle à l'autre. Les prédictions stables du volume moyen* ont été obtenues après 25 simulations de la croissance d'une plantation particulière. Toutes les prédictions du modèle sont basées sur ce nombre de simulations.

La base de données

Les données utilisées pour élaborer et vérifier le modèle proviennent d'un ensemble de parcelles expérimentales d'espacement du pin rouge établi en 1953 sur les terres agricoles abandonnées appartenant à l'Énergie atomique du Canada ltée (Chalk River, Ontario). Ces parcelles se composent de sables éoliens surmontant des alluvions fluvio-glaciaires.

L'expérience englobe des plantations en carré espacées de 1,2; 1,5; 1,8; 2,1; 2,4 et 3,0 m. De plus, un secteur espacé de 2,1 m a été éclairci systématiquement à l'âge de cinq ans** jusqu'à 4,3 m ainsi qu'un autre secteur espacé de 3,0 m qui l'a été à l'âge de huit ans** jusqu'à 6,0 m. Lors de ces opérations, la compétition intraspécifique était minimale et les arbres avaient des branches vivantes jusqu'au sol. Les arbres morts ont été remplacés (regarnissage) après la première saison de végétation. Les plantations ont été mesurées en 1962 et, par la suite, tous les cinq ans, jusqu'en 1987. Parmi les mesures prises, mentionnons le diamètre de la tige à 1,37 m au-dessus du niveau du sol de tous les arbres et la hauteur d'un échantillon représentatif de chaque classe de diamètres. La hauteur des autres arbres a été estimée à l'aide de régressions hauteur-diamètre. Afin d'augmenter le degré de précision des calculs du volume des tiges, le diamètre de la tige d'une série d'arbres-échantillons a été mesuré à des intervalles de 1,52 m le long du tronc. Le volume de la tige (avec écorce) a ensuite été calculé à l'aide d'équations sur le défilement élaborées pour chaque parcelle (Stiell et Berry, 1977). Le tableau 1 présente un résumé des données sur le volume des tiges.

*La moyenne mobile a varié de moins de 1 % entre les simulations successives.
**Depuis la plantation.

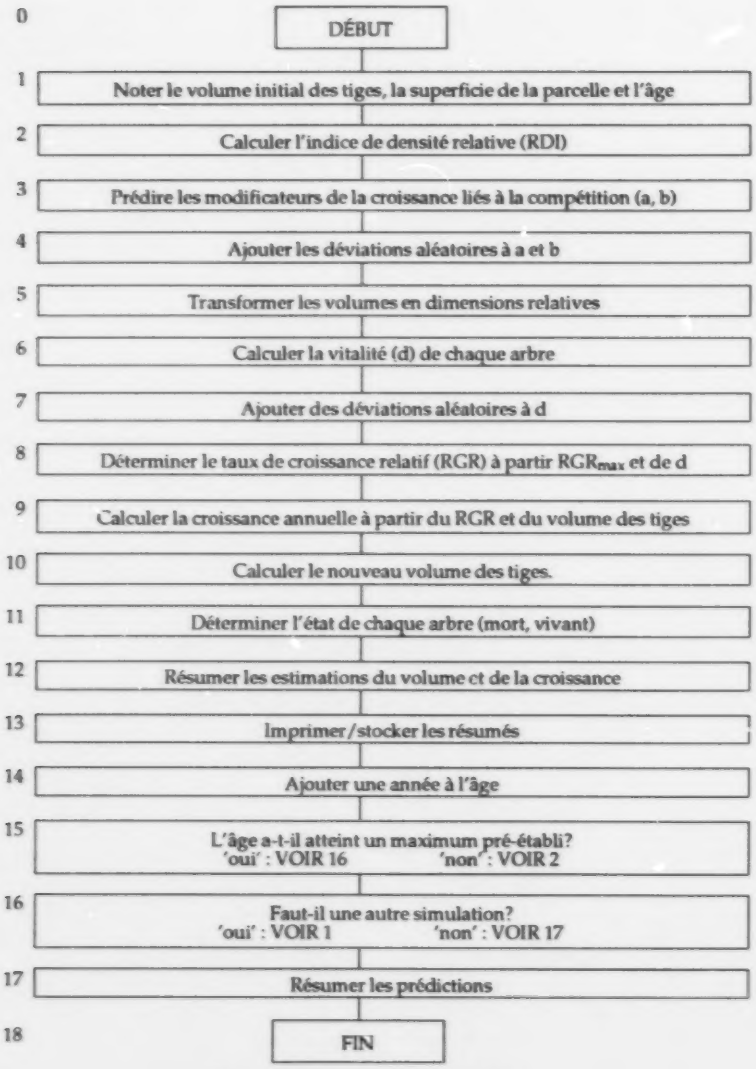


Figure 3. Organigramme du modèle.

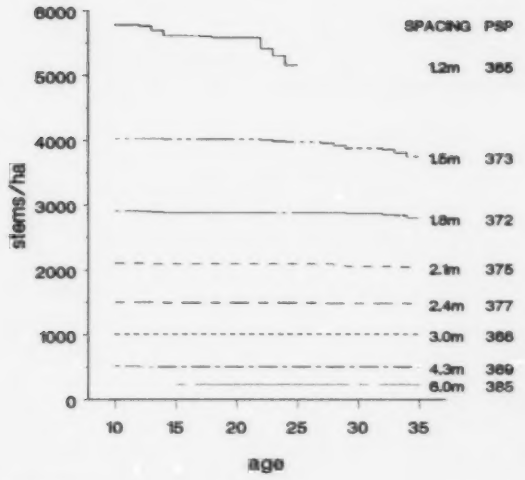
Résumé des données

Volume des tiges

Le volume moyen des tiges a augmenté de façon marquée en raison de l'espacement initial disponible (tableau 1). À l'âge de dix ans, le volume moyen des tiges des arbres les plus espacés (3,0 m) était 3,5 fois plus important que le volume moyen des arbres des parcelles espacées de 1,2 m. Ce rapport s'est plus ou moins maintenu jusqu'à l'âge de 25 ans. Par la suite, les arbres dans les parcelles les plus espacées (≥3,0 m) ont continué de connaître une augmentation rapide du volume moyen des tiges tandis que l'accroissement dans les parcelles plus denses était visiblement au ralenti. Par conséquent, le rapport entre les volumes moyens des parcelles les plus espacées et celui des parcelles plus denses a continué d'augmenter.

Nombre de tiges

L'éclaircie naturelle suivait de toute évidence son cours dans les parcelles espacées de 1,2 m et de 1,5 m (figure 4). Dans la première, la mortalité a augmenté de façon spectaculaire à peu près vers l'âge de 20 ans, tandis qu'elle n'a débuté qu'à l'âge de 25 ans dans la seconde. La mortalité provoquée par la densité est devenue évidente dans la parcelle espacée de 1,8 m après l'âge de 30 ans (figure 4). Les parcelles plus espacées n'ont montré aucun signe d'éclaircie naturelle pendant la période où les mesures ont été prises.



(*stems/ha* = tiges/ha;
age = âge;
SPACING = ESPACEMENT;
PSP = parcelle échantillon permanente (PEP))

Figure 4. Nombre de tiges par hectare, 10 à 35 ans après la plantation, dans les parcelles servant à confirmer le modèle prédictif général.

Modèles de régression du volume des tiges, de l'accroissement du volume et du taux de croissance relatif

Le volume des tiges (V) à n'importe quel âge (t) entre la première et la dernière prise de mesure sur un arbre donné a été prédit à partir de l'âge, à l'aide d'une fonction de Richards à 3 paramètres (Hunt, 1982) ajustée aux données observées. (Les estimations de la régression d'un paramètre x, disons, sont dénotées par $\hat{x}$ pour les distinguer de la valeur x sans erreur.)

$$[2] \qquad V_t = V_\infty/(1+e^{(h-k\bullet t)}),$$

où V_t est le volume estimé de la tige, V_∞ est le volume asymptotique hypothétique estimé de la tige pour $t \to \infty$ Shifley et Brand, 1984), k est une constante déterminant le taux de croissance et *h* détermine de point d'inflection. Le rapport *h/k* équivaut à l'âge où le volume prédit est à la moitié de sa valeur asymptotique. Le tableau 2 présente des statistiques sur l'ajustement des résultats obtenus par la méthode des moindres carrés. Les volumes prédits à l'âge de 15 ans expliquent, à une seule exception, plus de 93 % de la variation des données observées (voir RSQ au tableau 2). Les prédictions des volumes des tiges de 20 ans et plus constituent 98 à 99,9 % de la variance décelée (à l'exception des arbres de la parcelle espacée de 6,0 m). L'ajustement obtenu est inadéquat pour les arbres âgés de 10 ans et la parcelle espacée de 6,0 m. L'erreur de prédiction absolue moyenne relative n'atteignait pas plus de 1 à 3 % pour les arbres de 25 ans et plus, pour la plupart des espacements. L'erreur absolue moyenne relative était généralement d'environ 10 % à l'âge de 15 et 20 ans. Un mauvais ajustement (RSQ à environ 0) et de faibles volumes s'associaient pour rendre les erreurs relatives de prédiction à l'âge de 10 ans très élevées.

Les estimations de l'accroissement du volume des tiges (VI_t) à un âge t ont été calculées à partir d'un seul arbre à l'aide de la première dérivée de l'équation [2] concernant le temps.

$$[3] \qquad VI_t = V_\infty \bullet k \bullet e^{(h-k\bullet t)}/(1+e^{(h-k\bullet t)})^2$$

D'après les équations [3] et [2], le taux d'accroissement relatif du volume de la tige (RGR_t) à un âge t d'un arbre individuel s'est révélé comme suit :

$$[4] \qquad RGR_t = {}^{VI_t}/_{V_t} = k \bullet e^{(h-k\bullet t)}/(1+e^{h-k\bullet t})$$

Toutes les estimations susmentionnées ont été utilisées à titre de valeurs (observées) pour dériver et valider le modèle de simulation. L'ajustement adéquat de la fonction de Richards aux observations réelles justifie l'utilisation de cette approche.

Modèle de simulation

Taux de croissance relatif maximal

La relation posée comme hypothèse entre les dimensions de l'arbre et le taux de croissance relatif maximal (RGR_{max}) a été définie comme le seuil supérieur des valeurs «observées» du taux de croissance relatif par rapport aux dimensions. Les taux de croissance relatifs (voir l'équation [4]) ont été calculés pour tous les arbres, la première fois à l'âge qu'avait l'arbre au moment des premières mesures et, par la suite, à tous les trois ans jusqu'à la dernière prise de mesures ou que ne survienne la mort de l'arbre. La figure 5 montre le graphique des maxima du taux de croissance relatif des différentes classes de dimensions (différence de 5 dm^3) par rapport au volume correspondant des tiges des arbres situés au milieu de cette classe. La ligne frontière qui y figure a servi d'estimateur du taux de croissance relatif maximal. Son expression mathématique se lit comme suit :

$$[5] \qquad RGR_{max} = \begin{cases} 0{,}94\text{-}57{,}39 \bullet V \text{ pour } V \le 0{,}01\ m^3 \\ e^{(1/(-0{,}4188+0{,}1251 \bullet \ln(V)))} \\ \text{pour } V > 0{,}01\ m^3. \end{cases}$$

Il est évident que certaines parties de cette ligne frontière ont été déterminées à partir des données provenant de parcelles ayant des espacements différents. L'influence des parcelles plus denses diminue à mesure qu'augmente le volume et les parcelles les plus espacées servent de plus en plus à définir le taux relatif de croissance maximale.

Tableau 1. Volume (en dm^3, avec écorce) moyen (observé) des tiges dans les parcelles d'âges et d'espacements différents. Les écarts-types sont donnés entre parenthèses.

Espacement Parcelle-échantillon permanente (PEP) (m)	Superficie de la parcelle (m^2)	Âge* (ans)											
		10		15		20		25		30		35	
1,2 (364)	1010	6	(3)	17	(8)	39	(22)	63	(36)	-		-	
1,2 (365)	1010	5	(3)	17	(8)	38	(20)	60	(32)	-		-	
1,5 (373)	1010	11	(5)	24	(9)	46	(17)	75	(31)	106	(47)	130	(61)
1,5 (374)	1010	11	(5)	24	(9)	47	(18)	77	(33)	109	(50)	137	(64)
1,8 (371)	1010	13	(5)	29	(11)	59	(21)	97	(36)	131	(53)	156	(66)
1,8 (372)	1010	13	(5)	30	(10)	60	(20)	98	(35)	134	(51)	161	(63)
2,1 (368)	1010	17	(6)	40	(13)	83	(26)	142	(46)	196	(67)	232	(81)
2,1 (375)	1010	15	(6)	38	(14)	82	(30)	143	(53)	203	(73)	239	(88)
2,4 (376)	1010	16	(6)	39	(14)	88	(29)	161	(50)	232	(72)	279	(88)
2,4 (377)	1010	17	(7)	42	(15)	92	(30)	167	(53)	243	(76)	295	(95)
3,0 (366)	1010	20	(8)	50	(17)	113	(33)	211	(56)	309	(81)	374	(100)
3,0 (378)	1010	21	(8)	53	(17)	121	(33)	229	(59)	339	(91)	415	(115)
4,3 (369)	2020			42	(17)	105	(37)	225	(66)	373	(76)	484	(115)
6,0 (385)	4050			72	(20)	166	(37)	337	(60)	563	(92)	761	(132)

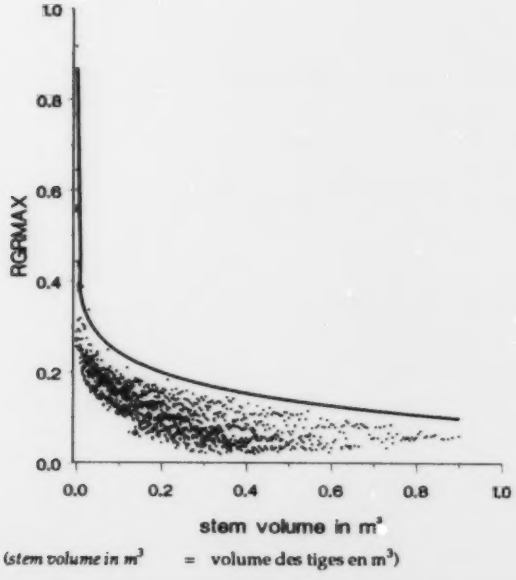
*À partir de la date de plantation. L'âge écoulé depuis la germination de la graine peut être obtenu en ajoutant quatre années aux chiffres figurant dans le tableau.

Tableau 2. Erreur absolue moyenne en pourcentage du volume prédit des tiges (RMAE*) et coefficient de détermination (RSQ) des régressions non linéaires du volume d'une tige individuelle en fonction de l'âge (voir équation [2]).**

Espacement (PEP) (m)	Âge (ans)											
	10		15		20		25		30		35	
	RMAE	RSQ	RMAE	RSQ	RMAE	RSQ	RMAE	RSQ	RMAE	RSQ	RMAE	RSQ
1,2 (364)	0,248	0,811	0,062	0,987	0,002	0,997	0,006	0,998	-	-	-	-
1,2 (365)	0,196	0,930	0,049	0,991	0,015	0,997	0,005	0,998	-	-	-	-
1,5 (373)	0,846	0,283	0,038	0,984	0,084	0,987	0,019	0,998	0,046	0,996	0,020	0,999
1,5 (374)	0,907	0,129	0,040	0,980	0,085	0,987	0,020	0,997	0,049	0,996	0,022	0,999
1,8 (371)	0,945	0,327	0,035	0,987	0,079	0,990	0,016	0,998	0,038	0,996	0,039	0,999
1,8 (372)	0,999	0,362	0,036	0,986	0,077	0,991	0,016	0,997	0,039	0,996	0,019	0,999
2,1 (368)	1,047	0,480	0,040	0,979	0,082	0,990	0,016	0,998	0,028	0,998	0,015	0,999
2,1 (375)	1,171	0,404	0,044	0,982	0,078	0,993	0,015	0,999	0,002	0,998	0,013	0,999
2,4 (376)	1,517	0,019	0,099	0,977	0,082	0,990	0,012	0,997	0,033	0,998	0,015	0,999
2,4 (377)	1,577	0,103	0,097	0,963	0,087	0,991	0,013	0,997	0,033	0,997	0,015	0,999
3,0 (366)	1,674	0,000	0,133	0,962	0,080	0,987	0,018	0,996	0,039	0,995	0,016	0,999
3,0 (378)	2,000	0,000	0,170	0,960	0,086	0,991	0,023	0,995	0,042	0,996	0,017	0,999
4,3 (369)	1,603	0,000	0,362	0,934	0,072	0,981	0,032	0,995	0,029	0,997	0,009	0,999
6,0 (385)	-	-	0,442	0,741	0,574	0,738	0,466	0,774	0,382	0,843	0,266	0,869

*$RMAE = (\sum_i |obs - préd|)_i / \sum_i obs_i$

**$RSQ = (1 - \sigma^2_{résiduel}) / \sigma^2_{observé}$ = coefficient de détermination.



(*stem volume in m³* = volume des tiges en m³)

Figure 5. Ligne frontière (RGR_{max}) et taux de croissance relatifs observés (les maxima des classes de dimensions de 0,018 m^3) dans les six parcelles utilisées pour établir le modèle général (voir l'équation [5]).

Estimation des paramètres a et b selon la parcelle et l'âge

Il semblait possible de prédire l'indice de vitalité (*d*) à partir des dimensions relatives des arbres (voir équation [1]) dans des peuplements où existaient une nette hiérarchie des dimensions et où la compétition intraspécifique était implantée. Dans ces peuplements, le modèle a expliqué 46 à 88 % de la variance observée de d et permis de prédire *d* avec une erreur type de 0,02 à 0,04. Dans les peuplements où la compétition intraspécifique était faible ou inexistante, *d* était presque constant pour toutes les dimensions relatives et le modèle donnait une ligne presque droite (en raison des valeurs élevées de *b*) à pente nulle dans la majeur partie de ces peuplements. Les erreurs de prédiction de *d* pendant les premiers stades de croissance étaient, en règle générale, deux à trois fois plus élevées que pendant les périodes de forte compétition.

Le tableau 3 énumère les estimations de la régression non linéaire de *a* et *b*. Le deux estimations sont, pour la plupart, fortement et négativement corrélées (tableau 3). Les estimations de a variaient de 0,48 à 0,70 à l'âge de 13 ans, âge auquel la compétition était négligeable dans presque toutes les parcelles. Cette plage illustre comment la vitalité (croissance réelle) peut varier d'une parcelle à l'autre, en l'absence de compétition. Une comparaison avec l'amplitude des erreurs types de a nous a permis de conclure que le potentiel de croissance réealle (d) variait énormément entre les parcelles, a ayant tendance à diminuer rapidement avec l'âge à mesure que la compétition (b<2) s'intensifiait. Les estimations de *b* variaient de 0,55 à 100. Une diminution exponentielle a été observée dans toutes les parcelles entre l'âge de 19 et de 34 ans. Les estimations de *b* à l'âge de 13 ans étaient plus faibles que celles à l'âge de 19 ans dans trois parcelles (374, 376, 378). Toutefois, dans ces cas, les valeurs de b à l'âge de 13 ans étaient suffisamment élevées (b>7) pour exclure tout effet de la compétition dans les parcelles. Ce renversement de la tendance de l'âge chez *b*, par conséquent, n'est pas significatif en pratique et peut être laissé de côté sans problème lors de la modélisation qui suit.

Modélisation de a et de b en fonction de l'indice de densité relative (RDI) de la parcelle

Les paramètres *a* et *b* changent régulièrement dans le temps. Ces changements sont toutefois difficiles à interpréter si l'on ne dispose pas d'une mesure de l'intensité de la compétition dans les parcelles. Une relation entre la densité de la parcelle et les paramètres susmentionnés a donc été jugée souhaitable. Drew et Flewellin (1979) sont à l'origine de l'indice de densité relative (*RDI*) qu'ils ont établi comme le rapport entre le volume moyen observé du peuplement (V) et un volume moyen maximal hypothétique (V_{max}) pour un nombre donné d'arbres par hectare (N). Le volume moyen maximal a été obtenu en dressant le graphique des valeurs de ln(V) par rapport au logarithme du nombre d'arbres vivants par hectare dans la parcelle. Le seuil supérieur apparent de ces coordonnées a défini la ligne frontière ou V_{max}. Smith et Hann (1984) ont établi l'expression suivante pour l'indice de densité relative (la lettre t en position inférieure renvoie à l'âge) à l'aide des mêmes données que celles de la présente étude.

$$[6] \quad RDI_t = V_t/V_{max} = V_t/(e^{10,077-1,4 \bullet \ln(N)}),$$

où N est le nombre d'arbres par hectare. À l'aide de cet indice de densité, les relations fonctionnelles suivantes entre *a* et *b* et le *RDI* ont été posées comme postulat :

$$[7] \quad a = c_1 \bullet (1-e^{c_2/RDI})$$

$$[8] \quad b = c_3 \bullet e^{c_3 \bullet RDI}$$

L'estimation des quatre paramètres c_1-c_4 a été obtenue, grâce à la méthode des moindres carrés non linéaires appliquée aux résultats présentés au tableau 3.

Les figures 6 et 7 donnent une représentation graphique des solutions de régression aux équations [7] et [8]; les résultats chiffrés figurent au tableau 4. Le modèle prédictif proposé pour *a* fournit des résultats assez précis pour trois parcelles (371, 368 et 376), mais d'un degré de précision plutôt faible pour deux autres parcelles (364, 378), lorsque les indices de densité relative sont moyens à élevés (RDI > 0,4). Dans une des parcelles (374), le paramètre c_2 était si élevé que le modèle prédictif a donné un *a* de valeur pratiquement constante, dans la majeure partie de la plage des valeurs de l'indice de densité relative. Il est bien clair que l'évolution de *a* est unique dans chaque parcelle (espacement), selon l'accroissement des valeurs de l'indice de densité relative et

Tableau 3. Valeurs estimées par régression de *a* et de *b*, tirées du modèle de l'équation [1]. Les erreurs types des estimations sont données entre parenthèses.

Espacement (PEP)	Âge (ans)	a (erreur type)	b (erreur type)	*R(a,b)	**S_{regr}	***RSQ(d,s)
1,2 m (364)	13	0,702 (0,013)	1,54 (0,08)	-0,90	0,11	0,60
	16	0,697 (0,013)	1,47 (0,07)	-0,91	0,10	0,71
	19	0,669 (0,017)	1,01 (0,05)	-0,95	0,08	0,77
	22	0,533 (0,017)	0,81 (0,05)	-0,96	0,06	0,76
	25	0,371 (0,019)	0,61 (0,05)	-0,97	0,04	0,72
1,5 m (374)	13	0,464 (0,012)	7,07 (2,04)	-0,45	0,14	0,00
	16	0,462 (0,009)	5,89 (3,36)	-0,29	0,11	0,10
	19	0,470 (0,010)	2,26 (0,12)	-0,87	0,02	0,75
	22	0,516 (0,016)	1,09 (0,07)	-0,94	0,05	0,82
	25	0,575 (0,027)	0,68 (0,05)	-0,97	0,04	0,88
	28	0,539 (0,027)	0,54 (0,06)	-0,97	0,04	0,87
	31	0,529 (0,036)	0,36 (0,06)	-0,98	0,04	0,85
	34	0,427 (0,018)	0,32 (0,09)	-0,96	0,03	0,77
1,8 m (371)	13	0,497 (0,002)	14,12 (1,76)	-0,15	0,04	0,20
	16	0,495 (0,002)	6,26 (0,38)	-0,49	0,03	0,36
	19	0,487 (0,003)	3,11 (0,13)	-0,71	0,03	0,68
	22	0,468 (0,004)	1,99 (0,09)	-0,82	0,04	0,70
	25	0,445 (0,007)	1,28 (0,07)	-0,92	0,04	0,79
	28	0,414 (0,013)	0,84 (0,07)	-0,97	0,04	0,79
	31	0,387 (0,021)	0,539 (0,07)	-0,99	0,03	0,78
	34	0,340 (0,022)	0,37 (0,07)	-0,99	0,02	0,75

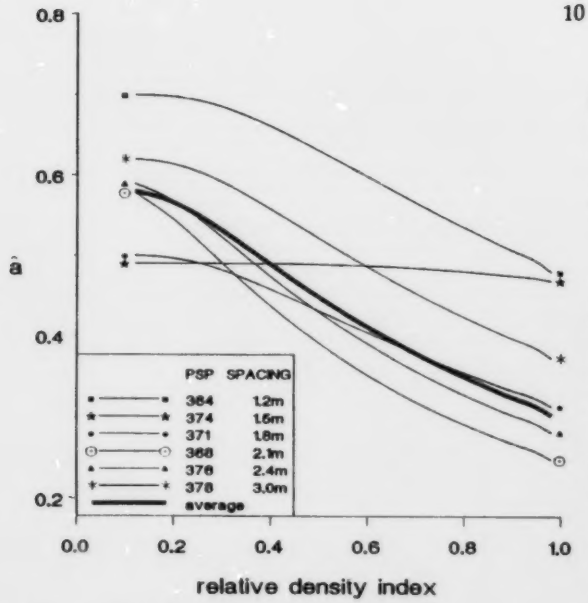
*R (a,b) = corrélation asymptotique des estimations
**S_{regr} = erreur type de régression

***RSQ(d,s) = coefficient de détermination entre d et s, compte tenu du modèle de l'équation [1]

Tableau 3 (*suite et fin*)

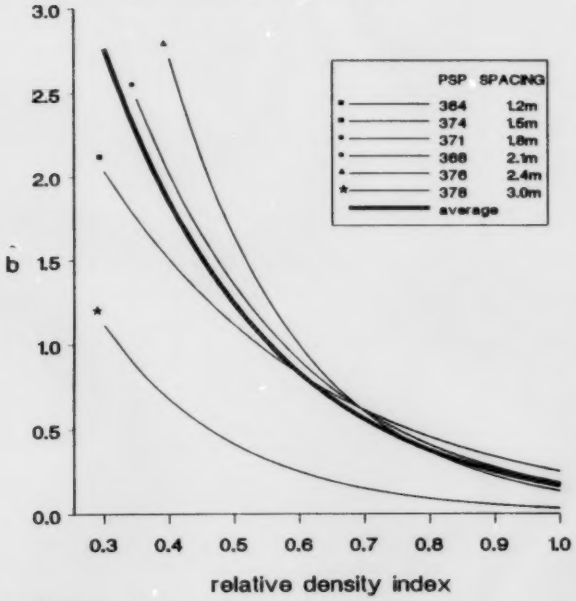
Espacement (PEP)	Âge (ans)	a (erreur type)	b (erreur type)	R(a,b)	S_{regr}	RSQ(d,s)
2,1 m (368)	13	0,558 (0,005)	4,55 (0,33)	-0,62	0,05	0,67
	16	0,564 (0,003)	4,21 (0,26)	-0,63	0,03	0,77
	19	,550 (0,004)	3,53 (0,25)	-0,67	0,05	0,47
	22	0,516 (0,007)	2,60 (0,19)	-0,80	0,05	0,42
	25	0,464 (0,010)	1,85 (0,16)	-0,91	0,05	0,49
	28	0,404 (0,017)	1,27 (0,14)	-0,96	0,05	0,52
	31	0,353 (0,026)	0,82 (0,13)	-0,98	0,04	0,46
	34	0,272 (0,019)	0,62 (0,14)	-0,98	0,03	0,49
2,4 m (376)	13	0,585 (0,003)	6,46 (1,28)	-0,23	0,05	0,05
	16	0,596 (0,004)	10,37 (3,82)	-0,20	0,06	0,00
	19	0,592 (0,005)	7,02 (1,58)	-0,23	0,06	0,00
	22	0,553 (0,005)	5,08 (1,12)	-0,29	0,06	0,00
	25	0,479 (0,006)	3,78 (0,66)	-0,52	0,06	0,17
	28	0,384 (0,008)	2,80 (0,41)	-0,76	0,06	0,25
	31	0,291 (0,010)	2,01 (0,31)	-0,88	0,05	0,29
	34	0,214 (0,012)	1,41 (0,27)	-0,94	0,04	0,33
3,0 m (378)	13	0,627 (0,004)	16,18 (3,05)	-0,16	0,04	0,72
	16	0,655 (0,009)	18,38 (11,84)	1,00	0,08	0,20
	19	0,657 (0,008)	100,* -	-	0,08	0,00
	22	0,621 (0,012)	21,10 (0,65)	-0,72	0,08	0,00
	25	0,599 (0,016)	2,54 (0,35)	-0,86	0,08	0,04
	28	0,551 (0,024)	1,50 (0,24)	-0,94	0,07	0,39
	31	0,520 (0,039)	0,85 (0,20)	-0,98	0,06	0,52
	34	0,549 (0,073)	0,441 (0,19)	-0,99	0,04	0,53

*Seuil maximal atteint.



(*relative density index* = indice de densité relative;
PSP = PEP;
SPACING = ESPACEMENT;
average = moyenne)

Figure 6. Modèles de régression de la relation entre le paramètre de compétition *a* (voir équations [1] et [7] pour plus de détails) et l'indice de densité relative (*RDI*). Les estimations du paramètre sont présentées au tableau 4.



(*relative density index* = indice de densité relative;
PSP = PEP;
SPACING = ESPACEMENT;
average = moyenne)

Figure 7. Modèles de régression de la relation entre le paramètre de compétition *b* (voir équations [1] et [8] pour plus de détails) et l'indice de densité relative (*RDI*). Les estimations du paramètre sont présentées au tableau 4.

que des différences statistiquement significatives doivent exister entre les parcelles (aucune vérification n'a été concrètement effectuée). Il n'a toutefois pas été possible d'établir de relation convergente entre l'espacement et les paramètres c_1 et c_2 du modèle (les coefficients de corrélation de Pearson étaient inférieurs à 0,19).

Il semble que les modifications des rangs aléatoires que subissent les valeurs de a dans les parcelles à indice de densité relative variant entre élevé (**RDI** > 0,8) et faible (**RDI** < 0,2) (les coefficients de corrélation des rangs de Spearman étaient inférieurs à 0,1) viennent davantage compliquer la situation. Deux parcelles (371 et 374) sont à l'origine de cette faible corrélation; les quatre autres parcelles ne présentaient aucune modification de rangs. Un caractère commun à la majorité des parcelles, c'est l'uniformité relative de **a**, jusqu'à ce que l'indice de densité relative atteigne une valeur d'environ 0,2. Au-delà de cette densité, **a** diminue à un rythme moyen de 0,02 pour chaque augmentation de 0,1 de l'indice de densité relative. Les moyennes arithmétiques de c_1 et de c_2 ont servi de paramètres au modèle prédictif général. Ce modèle moyen prédit une diminution de 10 % de **a** lorsque l'indice de densité relative passe de 0,01 à 0,3. Lorsque l'indice de densité relative est de 0,7, cette diminution atteint 30 %. En fait, la compétition devient de plus en plus bilatérale à mesure que la densité du peuplement augmente.

Les paramètres c_3 et c_4 ont été tirés d'un ensemble réduit de données. En raison des tendances irrégulières de **b** lorsque les valeurs de l'indice de densité relative sont faibles (voir tableau 3) et de peu de signification de *b* lorsqu'il est supérieur à 5, nous avons décidé de limiter les analyses de régression à des indices de densité relative de plus de 0,3. Le tableau 4 présente les estimations de c_3 et de c_4, et la figure 7 donne une représentation graphique des modèles des parcelles individuelles. Malgré des coefficients de détermination (RSQ) généralement élevés, *b* a été estimé avec une erreur importante. Le modèle pour la parcelle 378 (espacement de 3 m) prédit que *b* aura des valeurs beaucoup plus basses que partout ailleurs, peu importe la valeur de l'indice de densité relative. La parcelle 376 était tout à fait à l'opposé (espacement de 2,4 m).

Ce comportement contradictoire des deux parcelles les plus espacées corrobore notre hypothèse que l'espacement n'a aucun effet sur le niveau de *b*, pour un indice de densité relative donné. Un **b** de 2 ou plus a été trouvé dans la plupart des parcelles dont l'indice de densité relative était inférieur à 0,3; ce qui indique que seuls les arbres plus petits que la médiane sont touchés par la compétition unilatérale (voir figure 2). Presque tous les arbres ont connus une diminution de croissance attribuable à la compétition lorsque b était inférieur à 0,5 (voir figure 2). Ce phénomène semble se produire dans la plupart des parcelles lorsque l'indice de densité relative dépasse 0,7. Les moyennes arithmétiques de c_3 et c_4 ont été

Tableau 4. Estimations de c_1-c_4 dans les équations [7] et [8]

Espacement en m (PEP)	c_1	c_2	$S_{regr.}$***	RSQ****	c_3**	c_4**	$S_{regr.}$	RSQ
1,2 (364)	0,70	-0,86	0,08	0,48	5,0	-3,0	0,24	0,98
1,5 (374)	0,49	-3,17*	0,05	0,00	5,0	-3,0	0,19	0,93
1,8 (371)	0,50	-0,99	0,01	0,95	10,0	-4,0	0,10	0,99
2,1 (368)	0,58	-0,56	0,03	0,88	10,0	-4,0	0,12	0,97
2,4 (376)	0,59	-0,35	0,05	0,84	20,0	-5,0	0,22	0,99
3,0 (378)	0,62	-0,92	0,03	0,26	5,0	-5,0	0,32	0,32
Moy.	0,58	-0,74	-	-	9,17	-4,0		

*Non inclus dans la moyenne (observations aberrantes)
**À l'exclusion des observations où le RDI était plus petit que 0,3

***S_{regr} = erreur type de régression

****RSQ = coefficient de détermination

utilisées pour établir des prédictions générales de *b* à partir de l'indice de densité relative.

Simulation de perturbations stochastiques

La figure 3 montre la nature séquentielle du modèle; les paramètres du modèle sont «actualisés» au début de chaque étape selon des relations déterministes établies, et de nouvelles prédictions de croissance sont formulées. De plus, il faut tenir compte de la nature probabiliste des paramètres du modèle pour obtenir des prédictions réalistes (Harrison et Stevens, 1976). Pour y arriver, nous avons inséré des variations stochastiques pour les paramètres *a*, *b* et *d*. Considérant la nature séquentielle des prédictions, ces sources de variations se trouvent intégrées dans les prédictions futures; le modèle est conditionné par les prédictions antérieures (Harrison et Stevens, 1976). Les perturbations (erreurs) ont été limitées aux paramètres *a*, *b* et *d*. Les autres paramètres (RGR_{max} et V_{max}) sont associés à des biais inconnus et leur influence potentielle est integrée à la spécificité stationnelle de nos estimations par régression de *a*, *b* et *d*. Les corrélations observées entre les estimations et les résiduels ont servi à simuler des perturbations réalistes à tous les niveaux.

Des éléments stochastiques ont été ajoutés à la simulation de la croissance aux étapes 4 et 5 du modèle (figure 3). Les paramètres *a* et *b* de l'étape 4 sont soumis à trois types d'erreurs :

ε_{a1}, ε_{b1} = erreur d'estimation à un âge donné, dans une parcelle donnée;

ε_{a2}, ε_{b2} = erreur de prédictions de a et b par l'intermédiaire de l'indice de densité relative (RDI), voir tableau 4;

ε_{a3}, ε_{b3} = erreur pour l'ensemble de la parcelle attribuable à des déviations parcellaires du modèle moyen.

A l'étape 5, l'indice de vitalité moyenne *d* d'une arbre individuel ayant des dimensions relatives *s* a été déterminée à partir des paramètres *a* et *b*. Les valeurs individuelles de *d*, à leur tour, ont été obtenues en ajoutant une erreur aléatoire (ε_d) aux prédictions de la régression.

Toutes les déviations aléatoires ont été obtenues à partir des estimations appropriées des variances de l'erreur (σ^2_ε) et de nombres «pseudo-aléatoires» (Z) à distribution normale avec un zéro moyen et une variance de un (Fishman et Moore, 1982). Les corrélations (temporelles et autres) entre les erreurs ont été obtenues grâce à des modifications ou à des restrictions apportées à Z (Ripley, 1987).

Les estimations des variances de l'erreur $\sigma^2_{\varepsilon a1}$ et $\sigma^2_{\varepsilon b1}$ associées à ε_{a1} et ε_{b1} respectivement ont été obtenues à partir des solutions suivantes de la méthode des moindres carrés :

[9] $\sigma^2_{\varepsilon a1} = (0{,}0794 \cdot a - 0{,}0965 \cdot a^2)^2$

[10] $\sigma^2_{\varepsilon b1} = (0{,}1319 \cdot b + 0{,}0004 \cdot b^2)^2$.

Les deux équations ont été obtenues en ajustant les erreurs types du tableau 3 à une fonction quadratique des paramètres estimés (*a* et *b* respectivement). Les va-

leurs approximatives de $\sigma^2_{\varepsilon a2}$ et $\sigma^2_{\varepsilon b2}$ ont été obtenues par régression linéaire des variances observées des estimations elles-mêmes, c'est-à-dire :

[11] $\sigma^2_{\varepsilon a2} = (0{,}09 \bullet a)^2$

[12] $\sigma^2_{\varepsilon b2} = (0{,}10 \bullet b)^2$.

Enfin, des approximations de $\sigma^2_{\varepsilon a3}$ et de $\sigma^2_{\varepsilon b3}$ ont été obtenues par développement en série de Taylor des équations [7] et [8] autour de la valeur moyenne de c (Gellert et collab., 1975)

[13] $\sigma^2_{\varepsilon a3} \approx (1-e^{c_2}/RDI)^2 \bullet \sigma^2_{c1} + (c_1/RDI \bullet e^{c_2}/RDI)^2 \bullet \sigma^2_{c2} - 2/RDI \bullet e^{c_2}/RDI \bullet \sigma_{c1,c2}$

[14] $\sigma^2_{\varepsilon b3} \approx (\varepsilon^{c_4} \bullet RDI)^2 \bullet \sigma^2_{c3} + (RDI \bullet c_3)^2 \bullet (e^{c_4} \bullet RDI)^2 \bullet \sigma^2_{c4} + 2 \bullet RDI \bullet e^{c_4} \bullet RDI \bullet \sigma_{c3,c4}$

où c_i et σ^2_{ci} dénotent respectivement la moyenne et la variance des estimations de $^{c}_{i}$ (i = 1,2,3,4) dans chaque parcelle (voir le tableau 4 pour plus de détails). σ_{cicj} représente la covariance-échantillon des estimations de c_i et c_j dans la parcelle. A l'aide des moyennes de l'échantillon $c_1 = 0{,}58$, $c_2 = -0{,}74$, $c_3 = 9{,}17$, $c_4 = -4$ et des variances interparcelles et des covariances suivantes des paramètres c, $\sigma^2_{c1} = 0{,}08^2$; $\sigma^2_{c2} = 0{,}27^2$; $\sigma^2_{c3} = 3{,}67^2$; $\sigma^2_{c4} = 0{,}89^2$; $\sigma_{c1c2} = 0{,}0054$; et $\sigma_{c3c4} = -0{,}72$; on peut obtenir des solutions aux équations [13] et [14], peu importe la valeur de l'indice de densité relative.

En additionnant $\sigma^2_{\varepsilon a2}$ à $\sigma^2_{\varepsilon a1}$, on obtient la variance de l'erreur intra-parcelle de a. L'équivalent pour b a été établi comme $\sigma^2_{\varepsilon b2} + \sigma^2_{\varepsilon b1}$.

La composante aléatoire finale ajoutée à a au cours de l'année t a été calculée ensuite comme :

[15] $\varepsilon_{a,t} = Z_{a,t} \bullet \sqrt{\sigma^2_{\varepsilon a1} + \sigma^2_{\varepsilon a2}} + Z_{a,plot} \bullet \sigma_{\varepsilon a3}$

où $Z_{a,t}$ est la perturbation aléatoire utilisée pour a à un âge t; et $Z_{a,plot}$ est un nombre aléatoire particulier (simulation) à la parcelle. Une nouvelle valeur de $Z_{a,plot}$ a été obtenue à chaque fois que s'amorçait une nouvelle période de croissance (étape 1 de la figure 3). $\varepsilon_{b,t}$ a été obtenue d'une façon similaire à l'équation [15]. Les analyses corrélatives des résiduels de la régression indiquaient que les corrélations figurant au tableau 5 fournissent un mécanisme pour simuler les résiduels ayant les propriétés désirées. Ripley (1987) donne notamment les algorithmes pour obtenir des nombres aléatoires, sous réserve des restrictions du tableau 5.

Les déviations aléatoires de d pour les arbres individuels à un âge t ont été calculées comme suit :

[16] $\varepsilon_{d,t} = Z_{d,t} \bullet \sigma_{d,t}$

où $\sigma_{d,t}$ est l'erreur type de la valeur moyenne prédite de d pour les arbres ayant des dimensions relatives s. $\sigma_{d,t}$ peut être exprimé comme une fonction de l'indice de densité relative (*RDI*) à un âge t.

[17] $\sigma_{d,t} = 0{,}062 - 0{,}024 \bullet RDI_t$

L'analyse des résiduels indiquait une forte corrélation entre les valeurs de $Z_{d,t}$ dans le temps. Une corrélation avec décalage d'un an de 0,8 a été jugée appropriée pour tous les âges (c'est à dire $r(\varepsilon_{d,t}, \varepsilon_{d,t-1}) = 0{,}8$). Nous avons supposé que les corrélations entre les résiduels des différents arbres étaient de zéro.

Tableau 5. Corrélation moyenne entre les nombres aléatoires (Z) utilisés pour obtenir les déviations aléatoires de a et de b.
t = âge (lettre en indice).

	$Z_{a,t-1}$	$Z_{a,t}$	$Z_{b,t-1}$	$Z_{b,t}$	$Z_{a,plot}$	$Z_{b,plot}$
$Z_{a,t-1}$	1,0	0,7	-0,9	-0,3	0	0
$Z_{a,t}$		1,0	-0,3	-0,9	0	0
$Z_{b,t-1}$			1,0	0,5	0	0
$Z_{b,t}$				1,0	0	0
$Z_{a,plot}$					1,0	0
$Z_{b,plot}$						1,0

Mortalité

Tous les arbres morts figurant dans la base de données se sont vus attribuer un âge de décès. Ces âges ont été déterminés en choisissant au hasard un nombre entier compris dans la période pendant laquelle nous savions que la mort de l'arbre était survenue. Lorsqu'un arbre atteignait l'âge de sa mort pendant les simulations de la croissance, il était automatiquement rayé du peuplement faisant l'objet de la modélisation.

Bien que nous n'ayons pas tenté de modéliser ou de simuler la mortalité des arbres, nous avons relevé que la mortalité était en fait étroitement corrélée à l'indice de vitalité (*d*). La probabilité qu'un arbre meure durant une année donnée (P_{mort}) augmentait à mesure que diminuaient les valeurs de **d**. Le tableau 6 présente les valeurs empiriques obtenues à partir des analyses de l'ensemble de la base de données. L'inclusion de ces probabilités de mortalité au modèle permettrait le recours à une approche intégrée de modélisation à la simulation stochastique du processus de mortalité.

Tableau 6. Probabilité moyenne (P_{mort}) qu'un arbre meure durant une année donnée.

Indice de vitalité $d \times 10^3$	$P_{mort} \times 10^2$
0-5	4,2
6-15	1,4
16-25	1,9
26-35	0,9
36-45	0,7
46-55	0,3
56-65	0,3
66-75	0,2
76-85	0,1
≥86	0,0

Validation statistique des résultats du modèle

La simulation stochastique répétée de l'accroissement du volume de la tige a permis de calculer un écart-type pour les prédictions du modèle. Cet écart-type est considéré comme une estimation non biaisée de l'erreur type des prédictions. Les erreurs d'échantillonnage associées aux valeurs observées dans la parcelle ont été mises de côté dans la plupart des cas (exception faite des déviations types des valeurs observées et du volume maximal de la tige). Des tests-t ordinaires ont été effectués pour connaître la signification des différences entre les prédictions du modèle et les valeurs «observées». Le terme «observé» signifie les résultats statistiques sommaires dérivés directement des équations sur la croissance d'un arbre individuel décrite dans une section antérieure (page 5).

Les tests-t ont été effectués à partir des hypothèses suivantes : *i*) la variance d'une variance est égale au carré de la variance divisé par ses degrés de liberté; *ii*) l'erreur type d'une valeur extrême (maximum) est égale à la moitié de l'écart-type de l'échantillon; *iii*) l'erreur type de l'asymétrie est égale à $\sqrt{6/n}$, où n est égal à la taille de l'échantillon; *iv*) l'écart-type de l'aplatissement est égal à $\sqrt{24/n}$ (Snedecor et Cochran, 1971).

Les inférences statistiques sur la distribution observée et prédite des classes de dimensions des volumes de tiges sont fondées sur trois tests : a) un test de Kolmogoroff-Smirnov de la différence maximale des distributions cumulatives de la densité; 2) un test de séquences des signes des déviations; 3) un test-T de Hotellings à plusieurs variables. Le pourcentage de risque de 5 % a été choisi comme limite d'inclusion pour l'évaluation de la signification statistique, au cas où l'hypothèse «d'absence de différences» serait incorrecte.

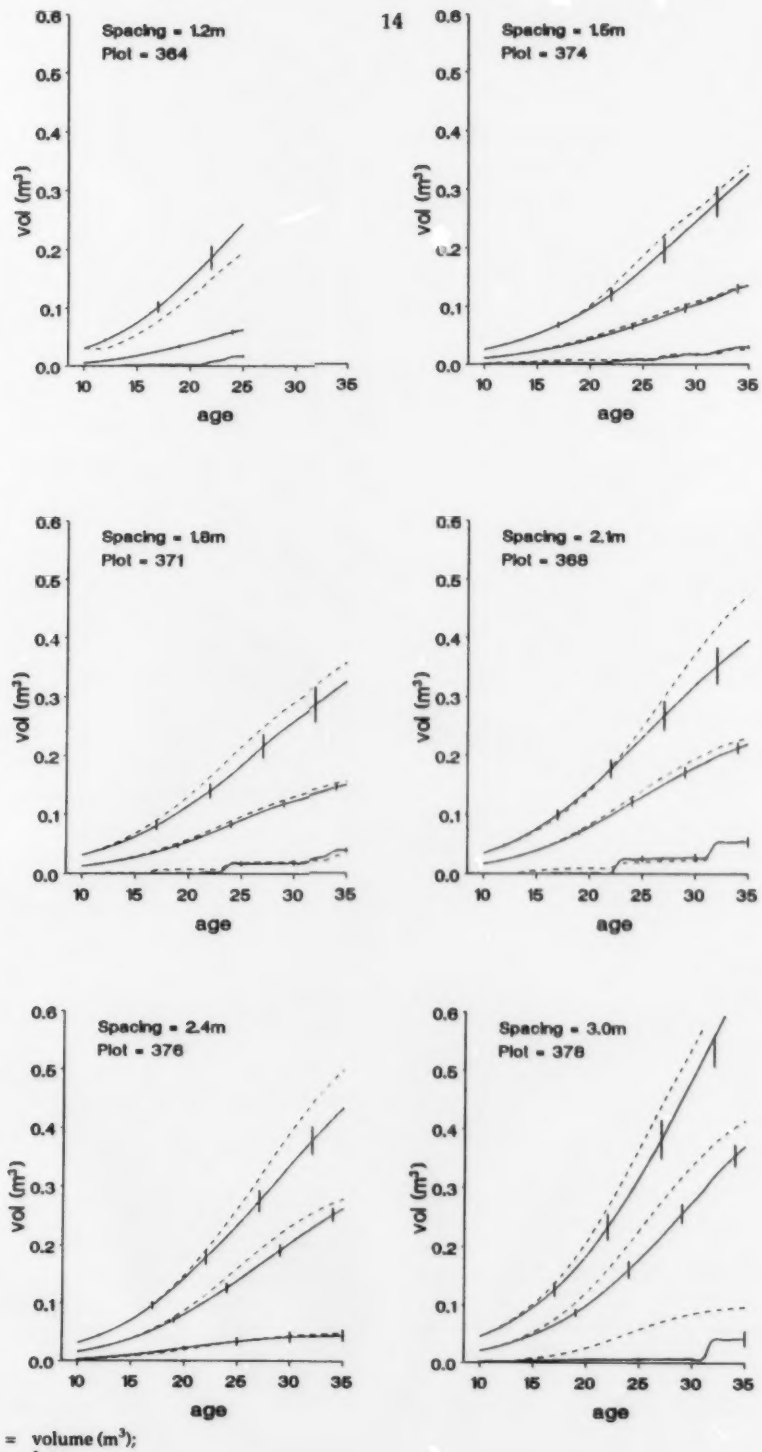
Résultats de simulation et validation

Les figures 8 à 15 et les tableaux 7 et 8 illustrent les résultats de la simulation. Ils sont tous fondés sur 25 simulations de la croissance des arbres individuels et du développement des peuplements à partir d'un ensemble initial de volumes de tiges à l'âge où les premières mesures ont été prises (voir figure 3).

Comparaisons des prédictions du modèle et des valeurs observées pour chaque parcelles

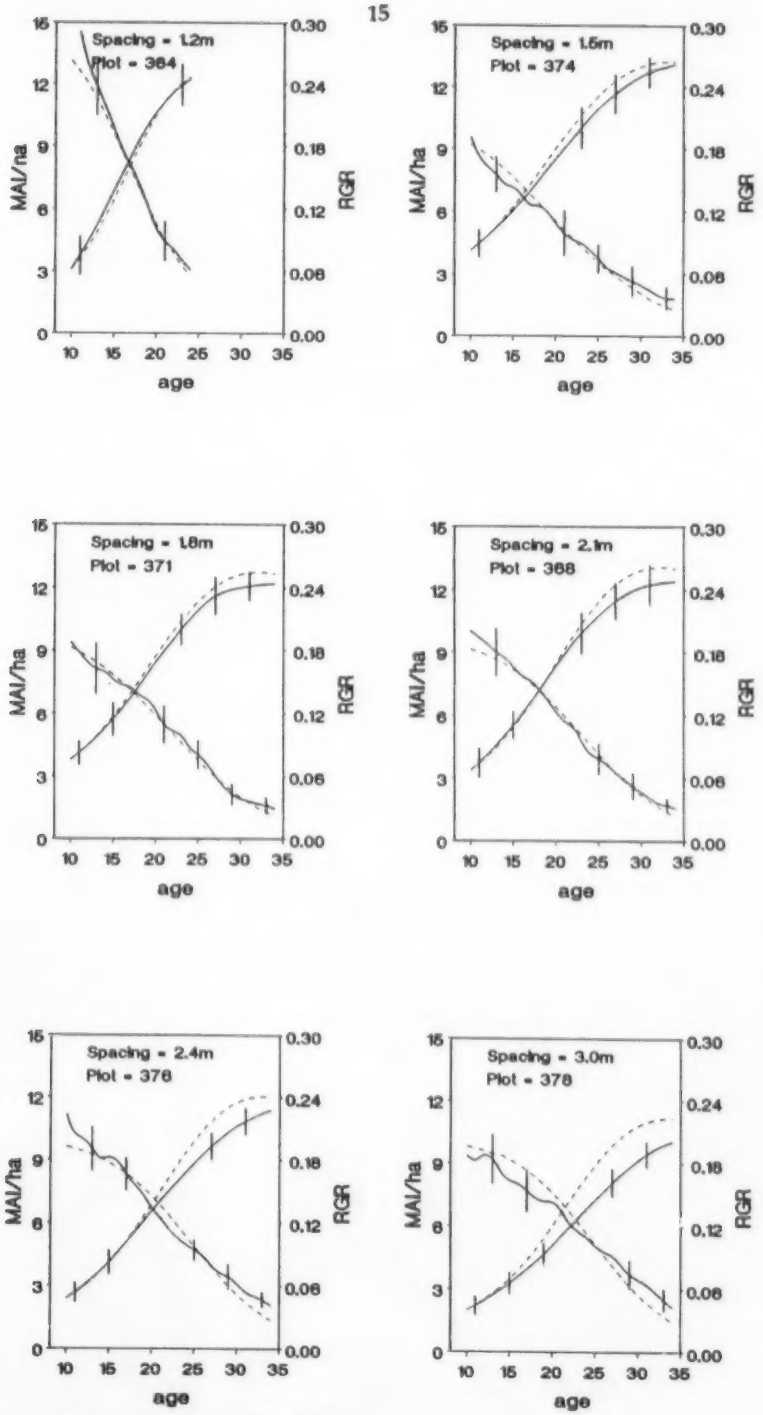
Les figures 8 à 11 montrent les prédictions de la croissance à l'aide des paramètres particuliers à une parcelle (c_1,..., c_4), et le tableau 7 présente une comparaison quantitative avec les valeurs observées.

Le volume moyen des tiges a été prédit dans un intervalle de 10 % des valeurs observées dans les quatre parcelles ayant un espacement de 1,2 m à 2,1 m. Des déviations relatives plus importantes ont été trouvées dans les parcelles à espacement de 2,4 et de 3,0 m. Avec une erreur type de prédiction d'environ 6 %, seules les déviations du volume moyen des tiges de plus de 10 % étaient statistiquement significatives (risque de 5 % ou moins). Les déviations négatives prévalaient dans toutes les parcelles, pendant toute la période couverte par les prédictions. Une sous-estimation initiale des taux de croissance pendant les cinq premières années est à l'origine du biais des volumes des tiges et, par conséquent, des taux de croissance relatifs qui sont directement liés aux dimensions de l'arbre (voir la dérivation du modèle).



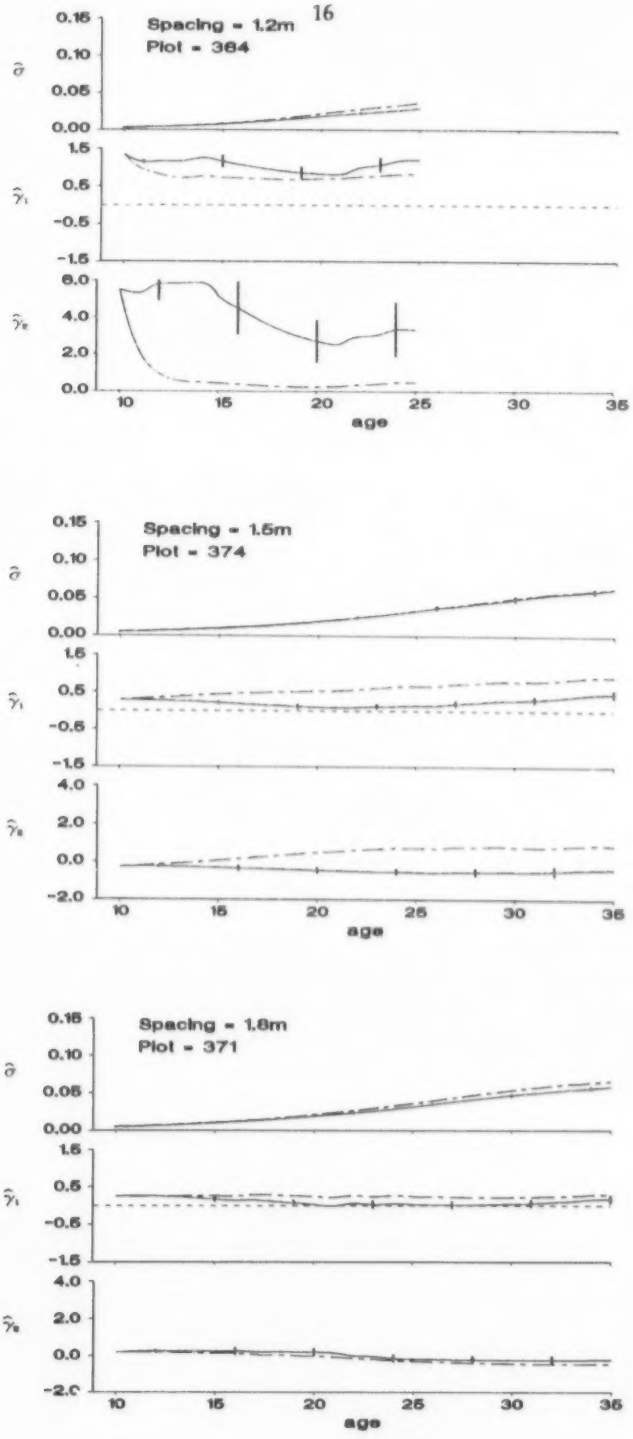
(*vol* (m^3) = volume (m^3);
age = âge;
Spacing = Espacement;
Plot = Parcelle)

Figure 8. Prédictions du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) des volumes moyen, maximal et minimal des tiges au niveau de chaque parcelle. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).



(*MAI/ha* = accroissement moyen annuel, AMA/ha;
age = âge;
Spacing = Espacement;
Plot = Parcelle)

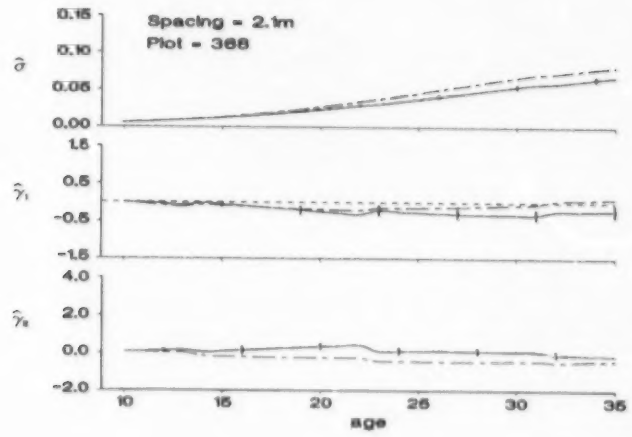
Figure 9. Prédictions du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) du taux de croissance relatif moyen (courbes descendantes de gauche à droite) et de l'accroissement moyen annuel (courbes ascendantes de gauche à droite) au niveau de chaque parcelle. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart type des prédictions).

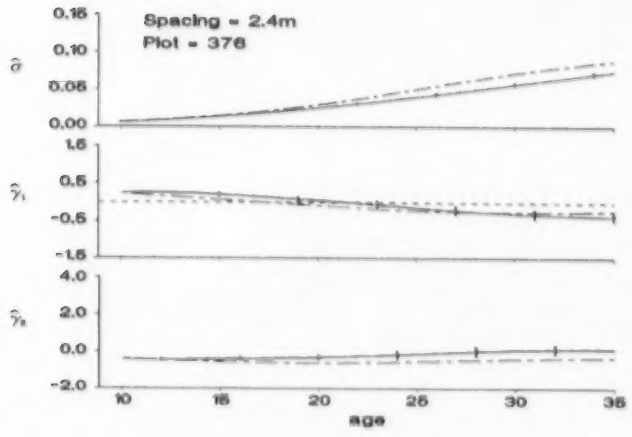


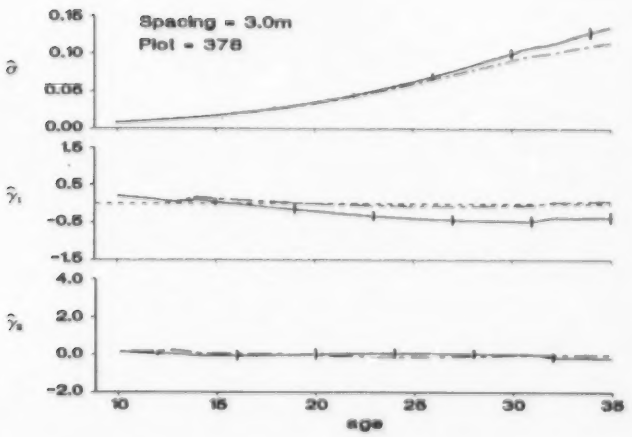
(age = âge;
Spacing = Espacement;
Plot = Parcelle)

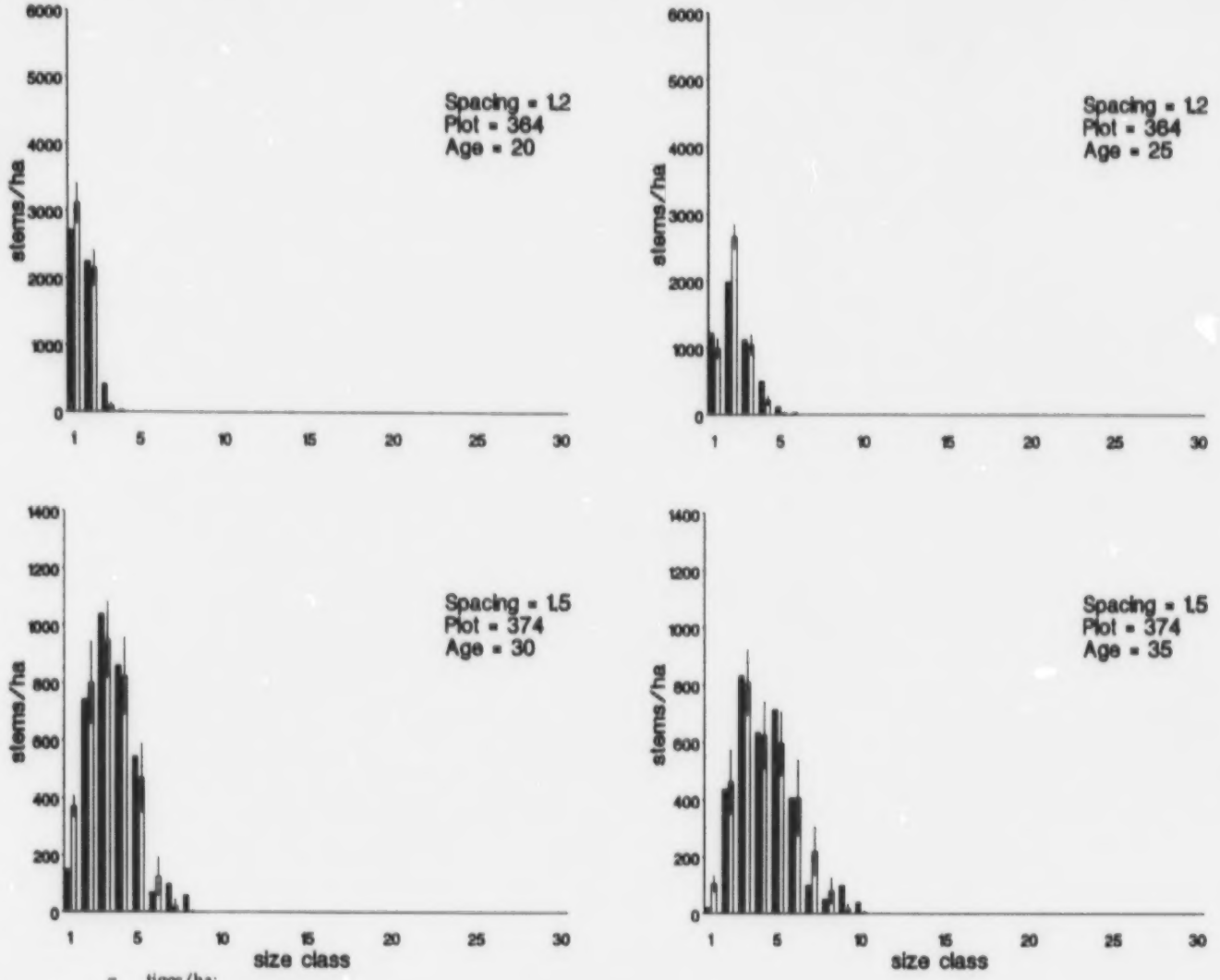
Figure 10. Prédictions du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) de l'écart-type (σ), de l'asymétrie (γ_1) et de l'aplatissement (γ_2) du volume des tiges au niveau de chaque parcelle. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

Figure 10 (*suite et fin*)









(*stems/ha* = tiges/ha;
size class = classe de dimensions;
Spacing = Espacement;
Plot = Parcelle
Age = Age

Figure 11. Prédictions du modèle (rectangles blancs) et valeurs observées (rectangles noirs) des fréquences des dimensions de la tige (classes de dimensions de 0,018 m^3) au niveau de chaque parcelle. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

Figure 11 (*suite*)

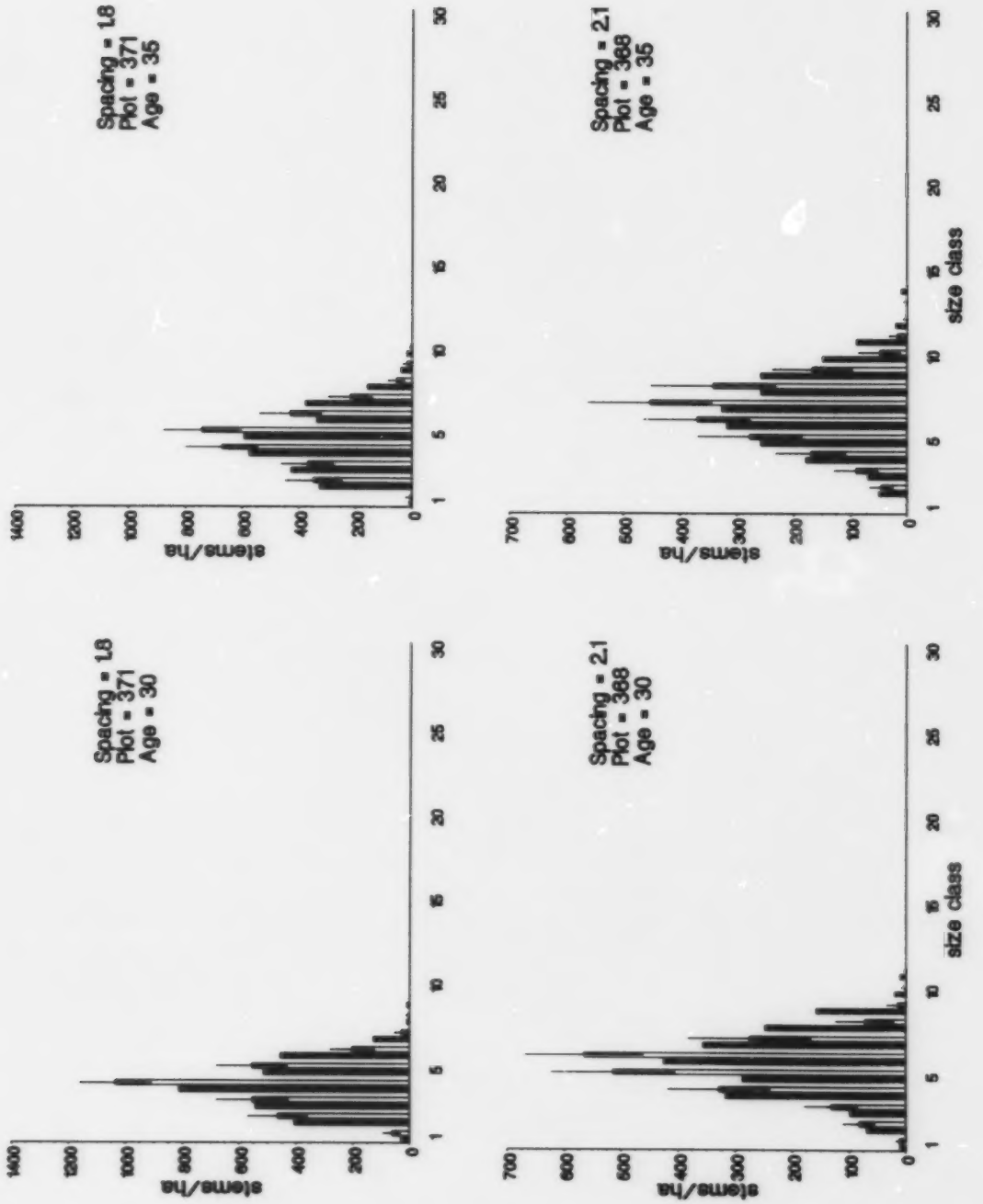
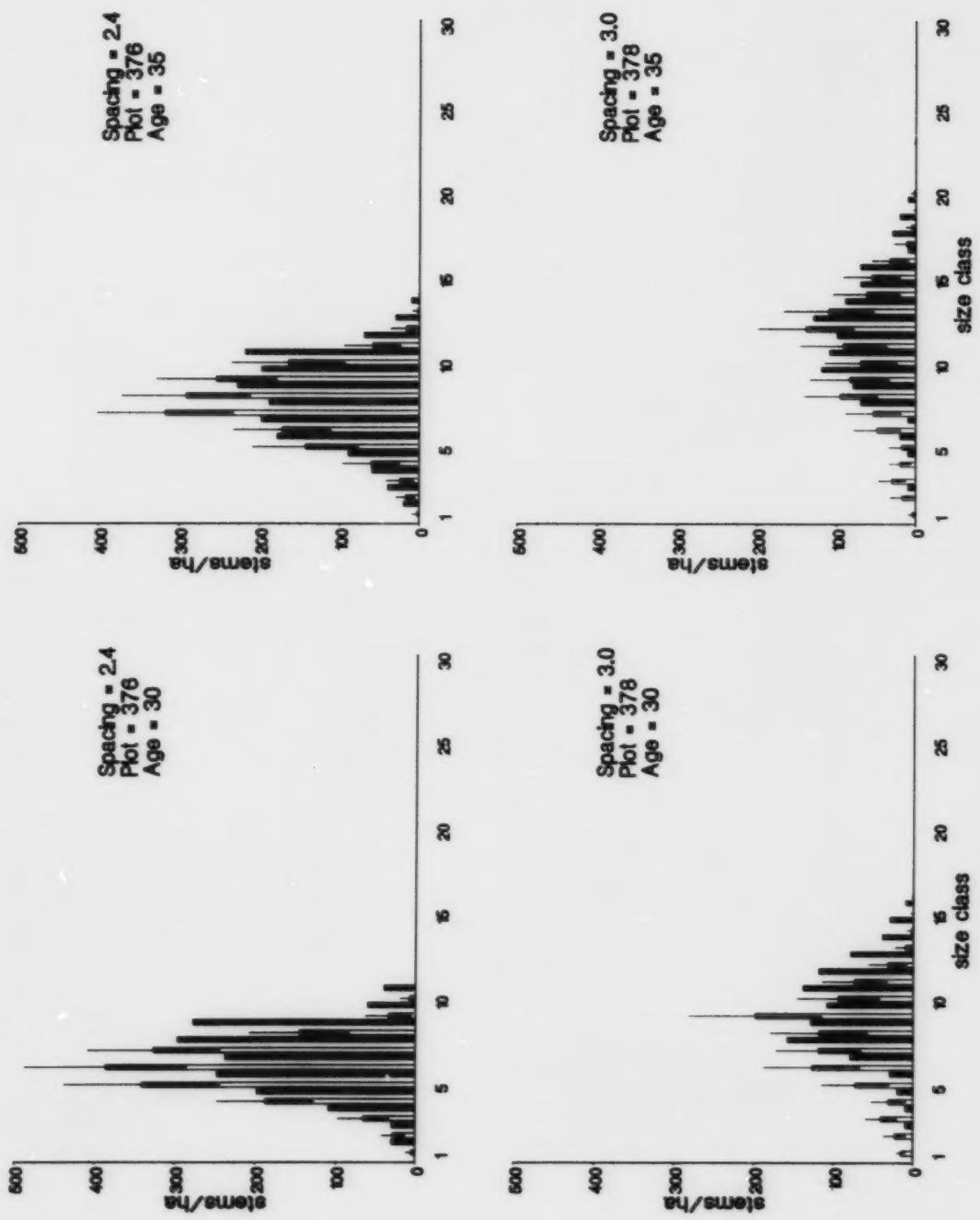
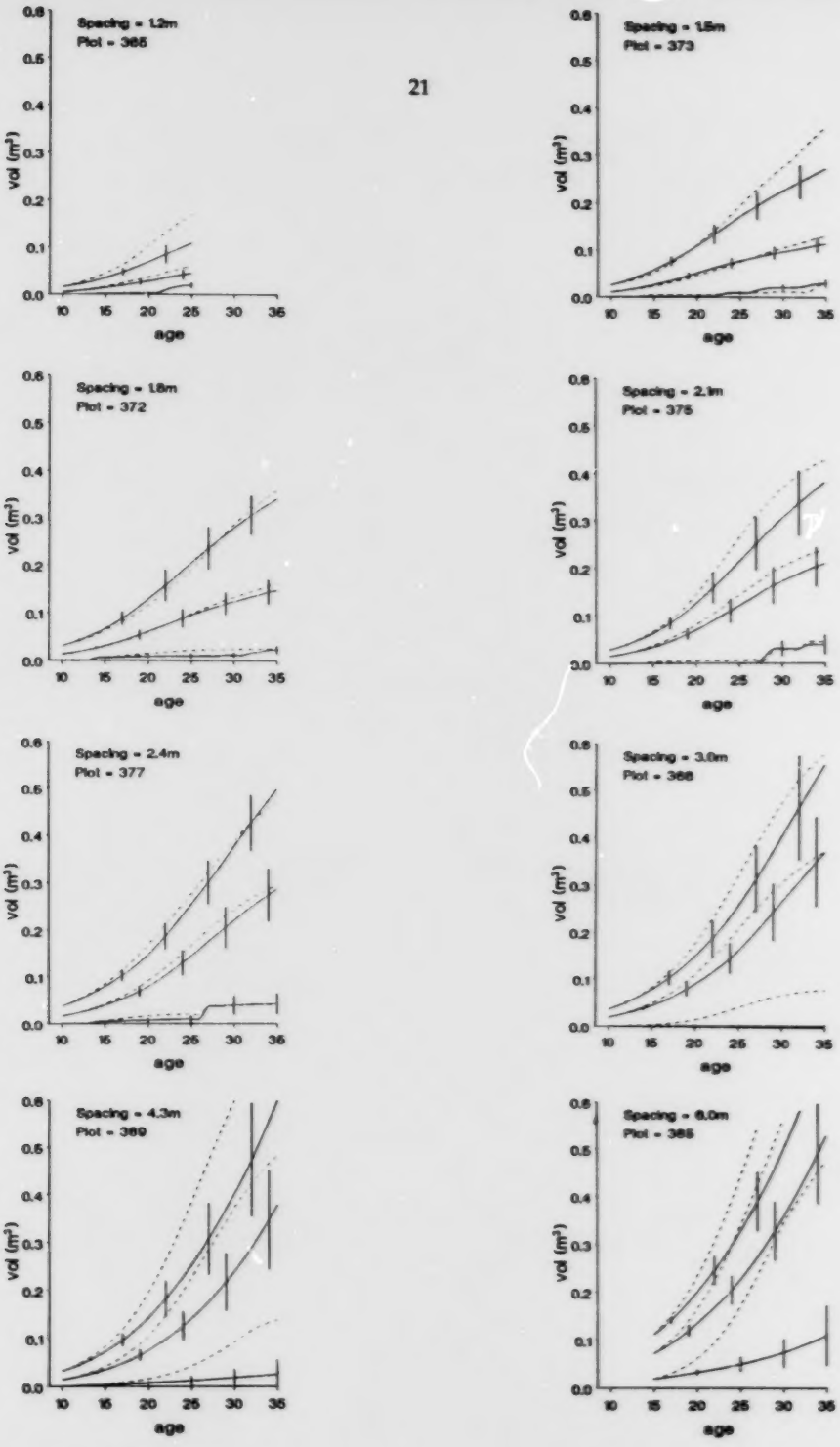


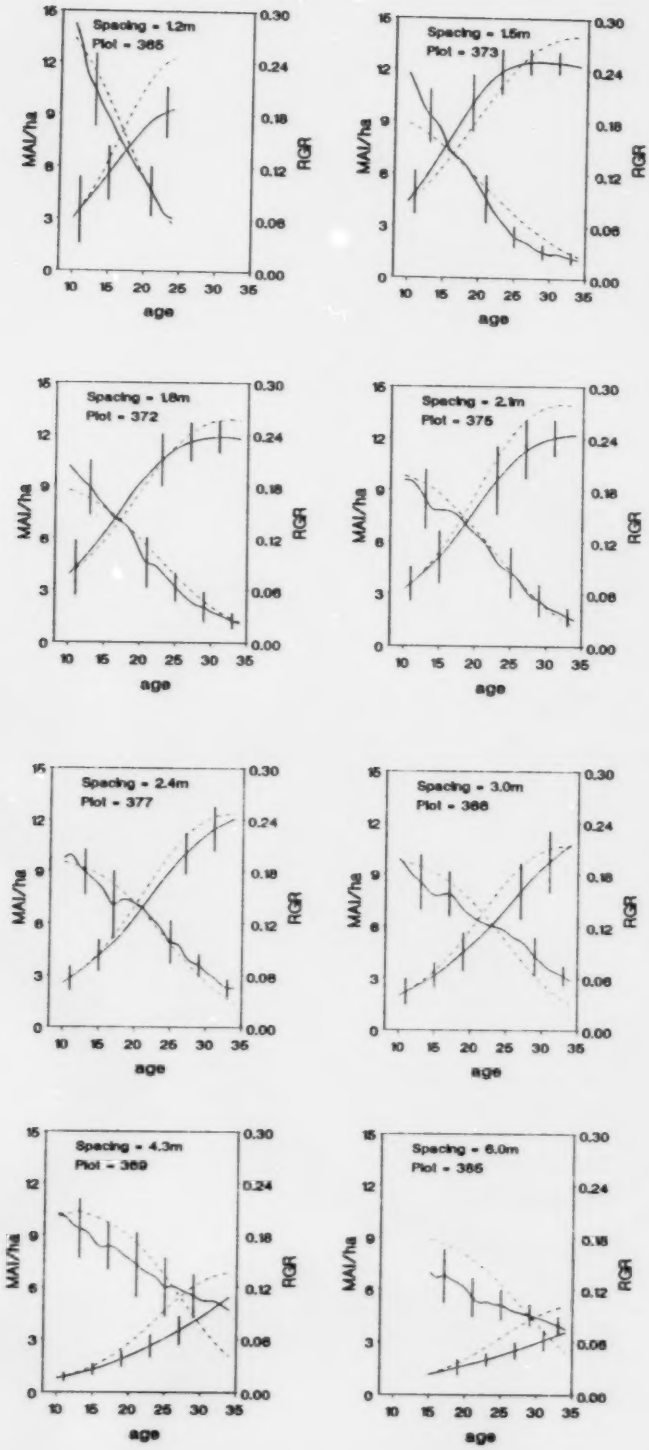
Figure 11 (*suite et fin*)





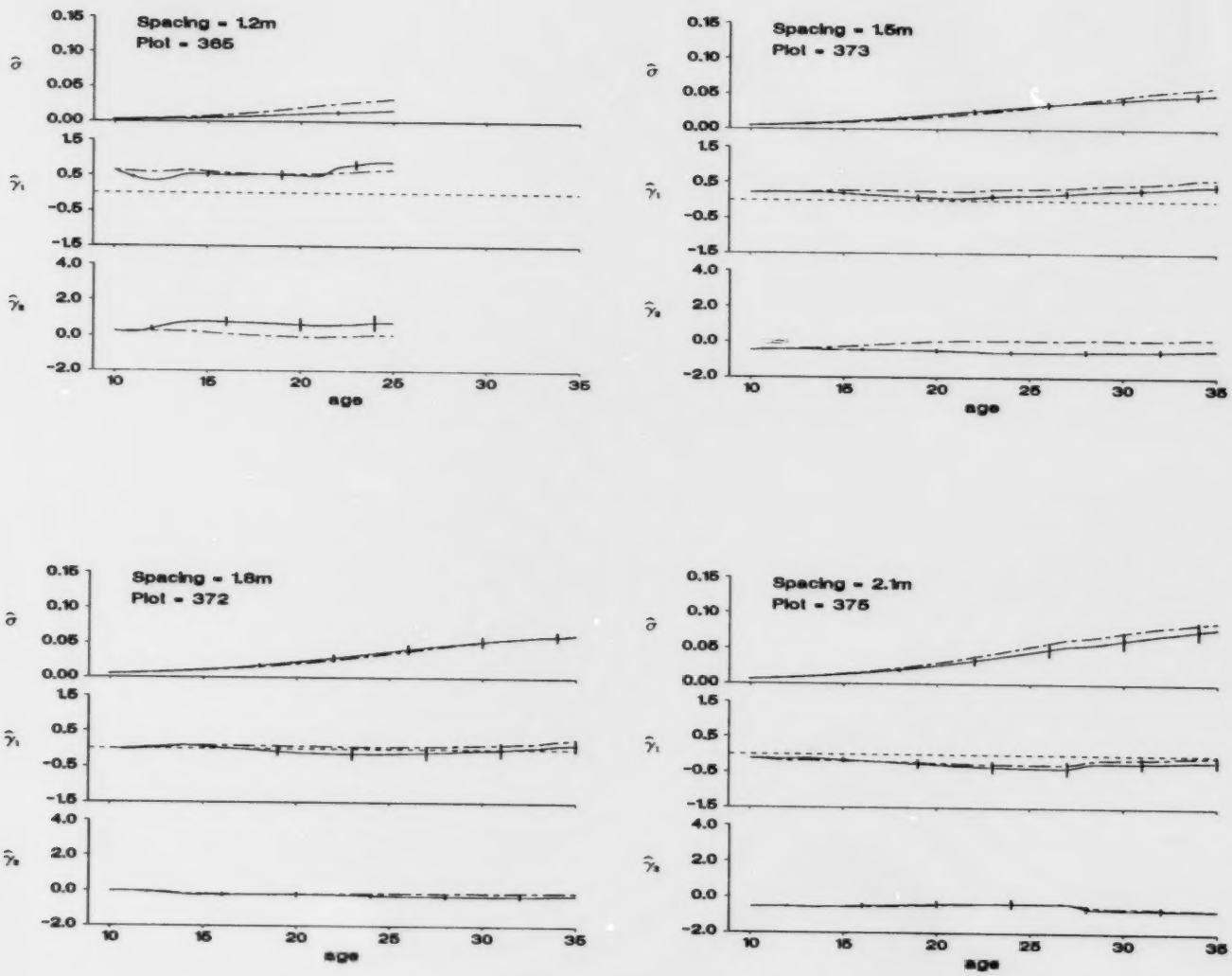
(*vol* (m^3) = volume (m^3);
age = âge;
Spacing = Espacement;
Plot = Parcelle)

Figure 12. Prédictions générales du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) des volumes moyen, maximal et minimal des tiges. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type de prédictions).



(*MAI/ha* = accroissement moyen annuel, AMA/ha;
age = âge;
Spacing = Espacement;
Plot = Parcelle)

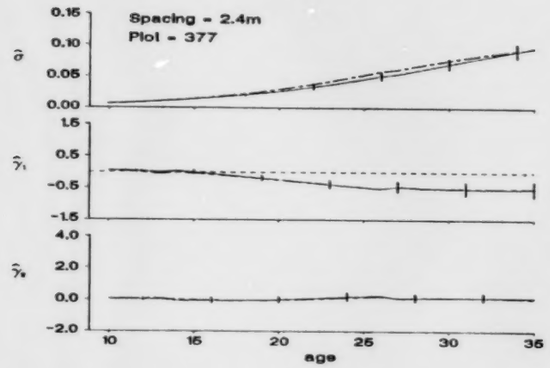
Figure 13. Prédictions générales du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) du taux de croissance relatif moyen (courbes descendantes de gauche à droite) et de l'accroissement moyen annuel (courbes ascendantes de gauche à droite). Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type de prédictions).

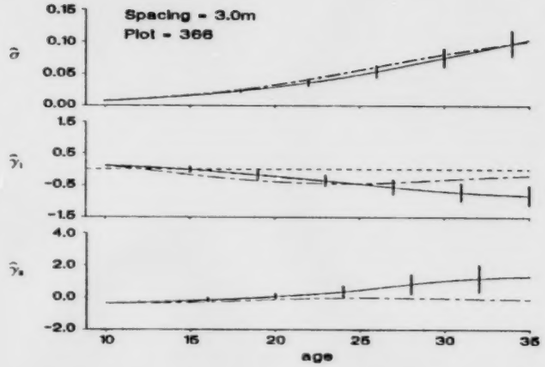


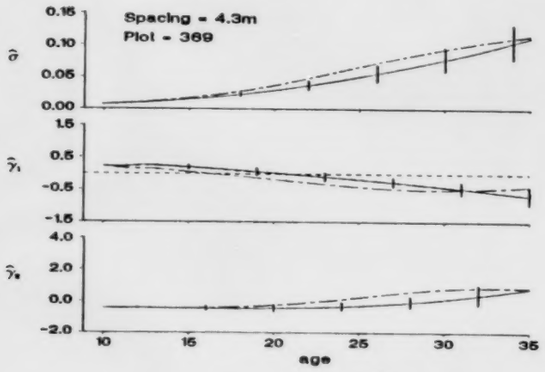
(*age* = âge;
Spacing = Espacement;
Plot = Parcelle)

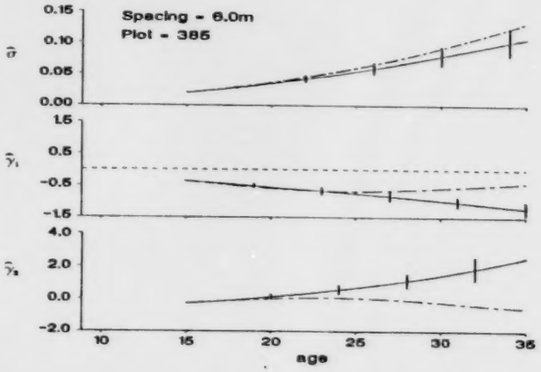
Figure 14. Prédictions générales du modèle (ligne continue) et valeurs observées (pointillé) du l'écart-type (σ), de l'asymétrie (γ_1) et de l'aplatissement (γ_2) du volume des tiges. Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

Figure 14 (*suite et fin*)









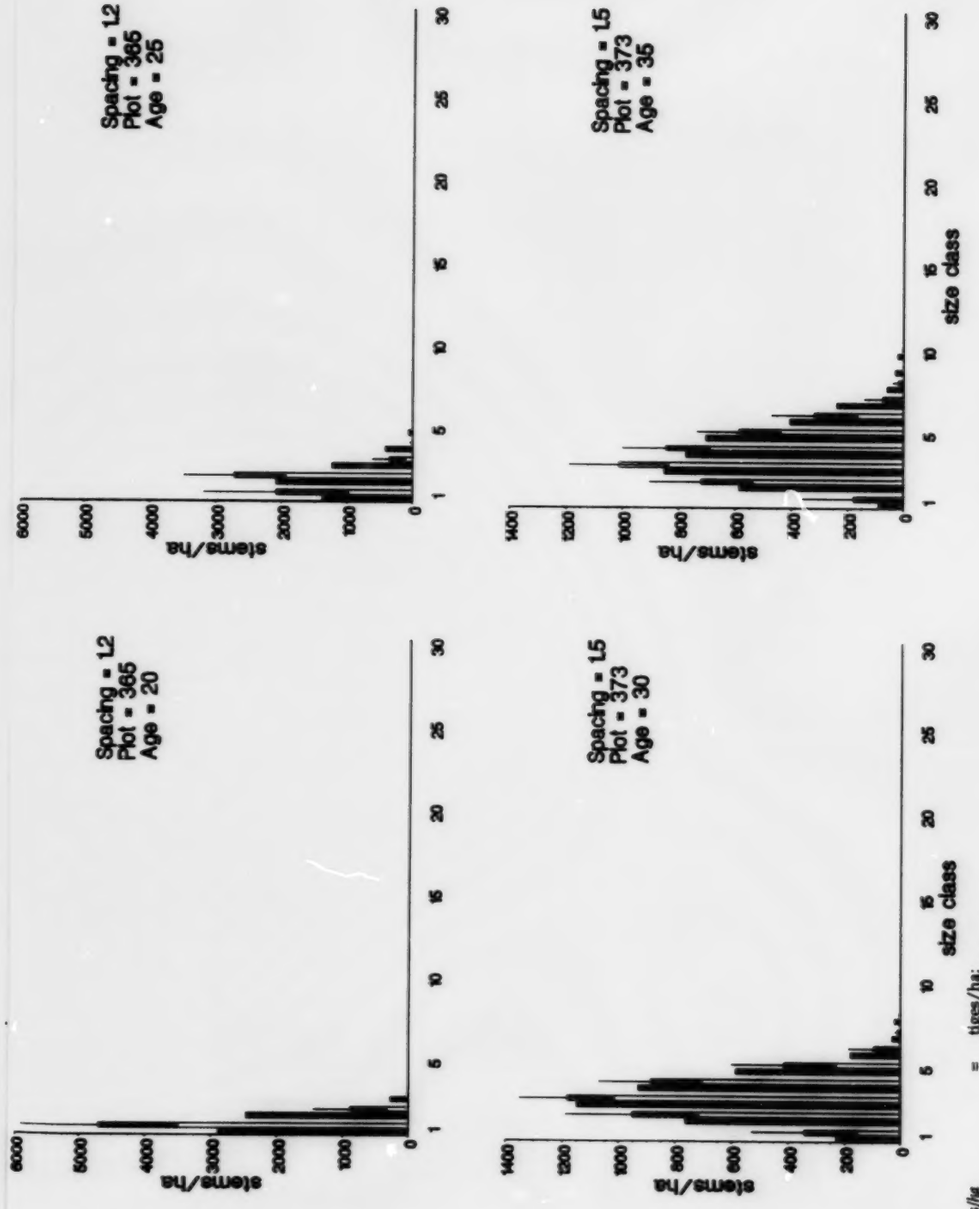


Figure 15. Prédictions générales du modèle (rectangles blancs) et valeurs observées (rectangles noirs) des fréquences des dimensions de la tige (classes de dimensions de 0,018 m^3). Les traits verticaux indiquent que les prédictions ont un intervalle de confiance de 68 % (2x l'écart-type des prédictions).

Figure 15 (*suite*)

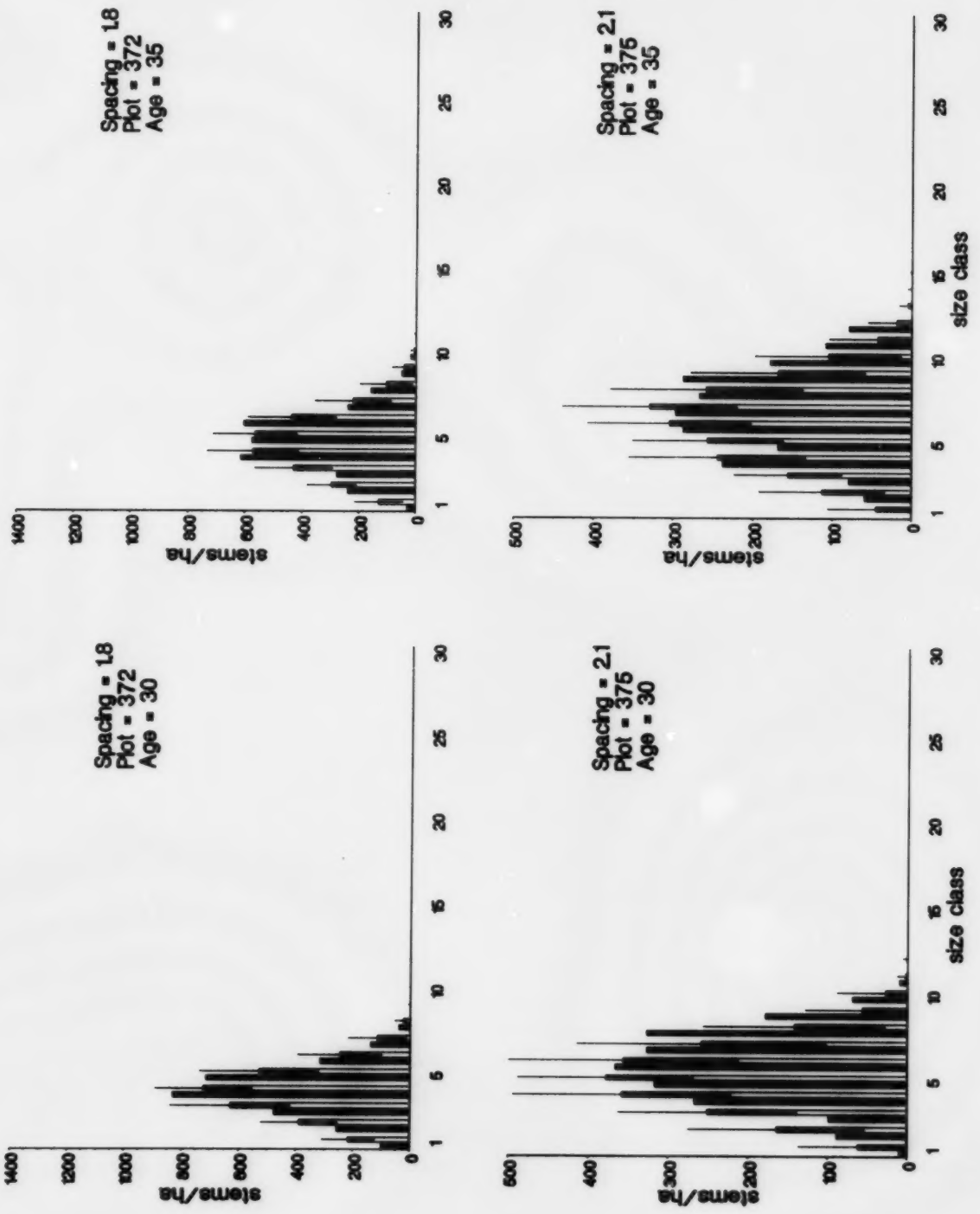
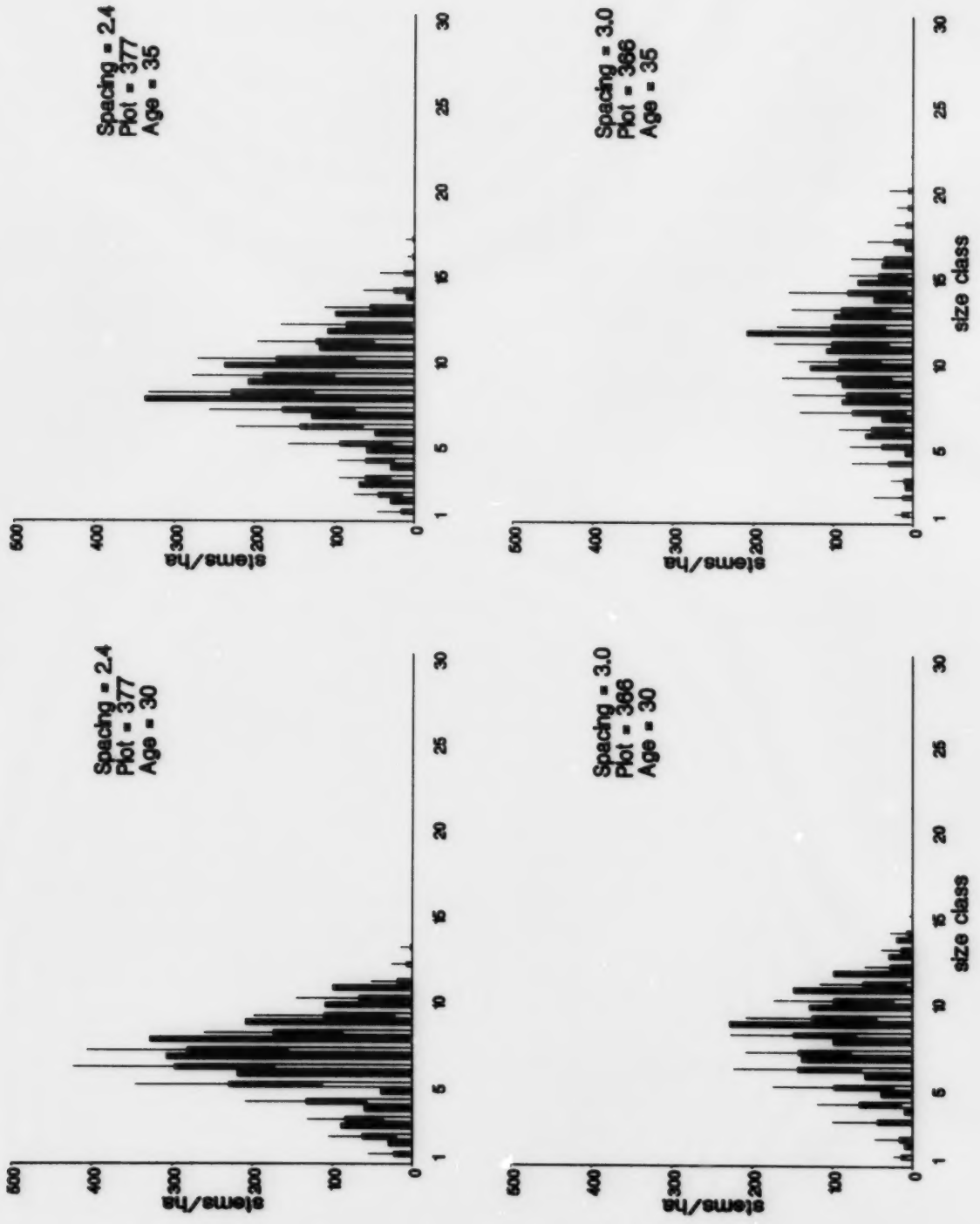


Figure 15 (*suite*)



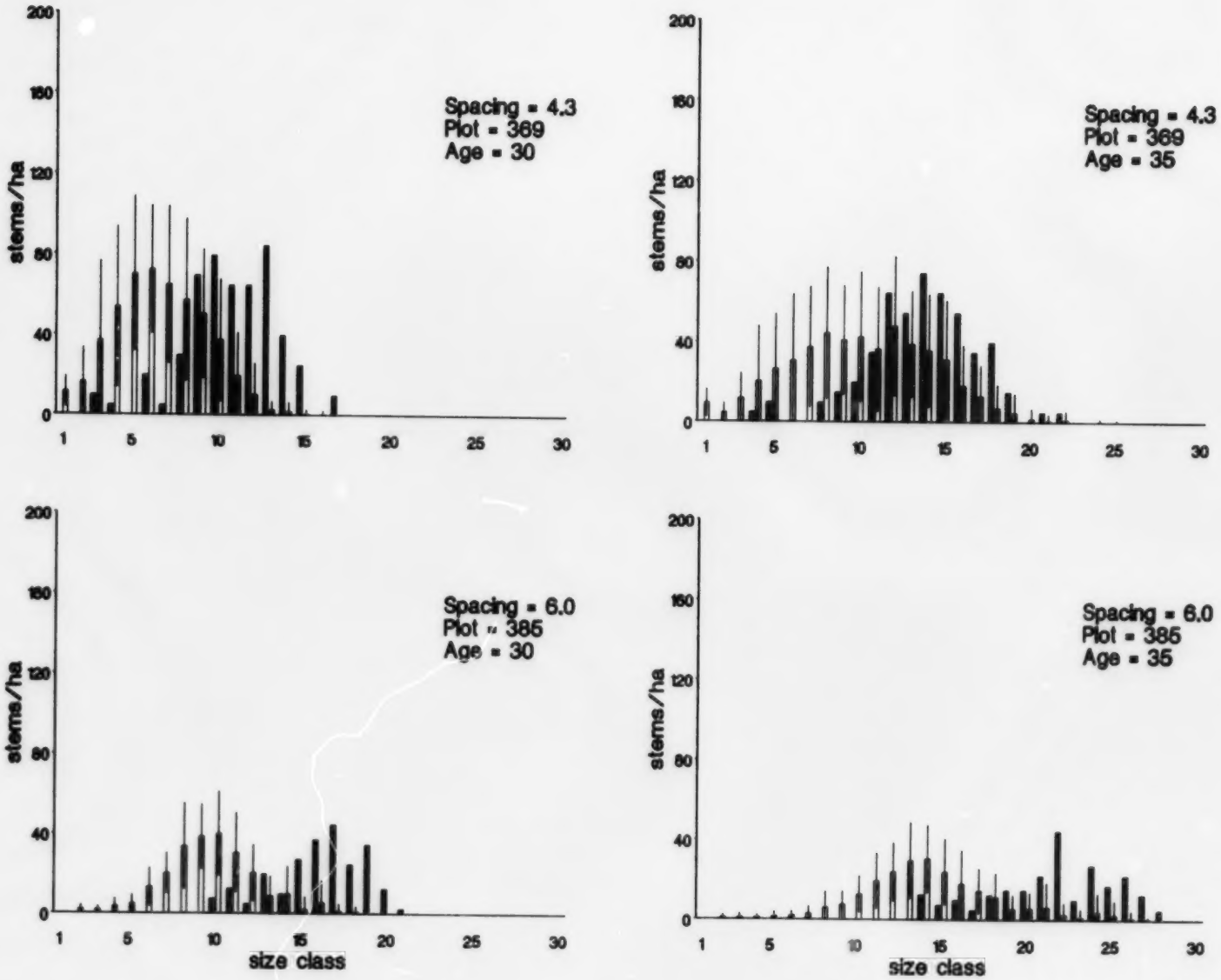


Figure 15 (*suite et fin*)

Tableau 7.Comparaisons entre les prédictions du modèle au niveau d'une parcelle individuelle et les valeurs «observées» du volume moyen, du volume maximal, du taux de croissance relatif et de l'accroissement moyen annuel.

Espacement (m)	PEP	Années de prédictions	Volume moyen		Volume maximal		Taux de croissance relatif (RGR)		Accroissement moyen annuel (MAI)	
			Δ%	SEP%	Δ%	SEP%	Δ%	SEP%	Δ%	SEP%
1,2	364	5	3	7	38*[2]	11	3	11	-4	7
		10	-1	8	26*	13	-4	17	-3	6
		15	-1	5	28*	12	35	24	-2	5
	Moyenne par année	(r)	-0,5[1] (0,94)	-	-1,5 (0,91)	-	1,6 (0,57)	1,3 (0,98)	0,4 (0,75)	0,3 (0,86)
1,5	374	5	-5	5	1	7	-6	12	-8	5
		10	-8	6	-5	8	-2	22	-11	6
		15	-8	7	-12	9	5	19	-9	8
		20	-5	7	-8	9	19	26	-6	8
		25	0	6	-4	9	65	27	-2	6
	Moyenne par année	(r)	-	-	-	-	1,8 (0,82)	0,7 (0,89)	0.3 (0,79)	-
1,8	371	5	-5	5	-8	7	-3	14	-9*	5
		10	-7	8	-13	9	4	12	-10	9
		15	-6	6	-15	8	7	17	-8	7
		20	-6	4	-11	9	-4	24	-5	5
		25	-4	3	-9	10	54	24	-4	3
	Moyenne par année	(r)	-	-	-0,3 (0,54)	0,1 (0,83)	-	0,6 (0,91)	-	-
2,1	368	5	-1	6	4	9	1	10	-6	6
		10	-5	6	3	10	-3	15	-7	6
		15	-8	6	-8	8	-5	19	-9	6
		20	-8	5	-14	8	7	29	-8	5
		25	-5	4	-16	7	58*	19	-5	4
	Moyenne par année	(r)	-0,3 (0,83)	-	-1,0 (0,92)	-	0,8 (0,46)	0,6 (0,72)	-	-
2,4	376	5	-3	6	-1	7	3	11	-7	6
		10	-8	6	-4	6	-8	11	-10	6
		15	-13*	6	-11	6	-4	11	-15	7
		20	-12*	5	-14	6	19	20	-13*	6
		25	-6	4	-13	5	80*	22	-6	4
	Moyenne par année	(r)	-0,5 (0,74)	-	-0,8 (0,96)	-	1,7 (0,60)	0,6 (0,89)	-	-
3,0	378	5	-9	6	-5	8	-11	14	-12*	7
		10	-19*	7	-12	9	-6	12	-21*	8
		15	-22*	7	-14	8	-1	14	-24*	9
		20	-18*	5	-10	8	26	15	-20*	7
		25	-11*	4	-4	9	76	26	-11*	5
	Moyenne par année	(r)	-	-	-	-	2,6 (0,82)	-	-	-

Δ% = prédiction/observation x 100
SEP% = erreur type des prédictions en pourcentage de la moyenne à un âge respectif
r = coefficient de corrélation entre Δ% et les années de prédictions[1]

[1]D'après toutes les années de prédictions.
[2]Niveau de signification fondé sur le test-t (H : observation = prédiction), '*' signifie ($P(t>t_\alpha)\leq 0,05$

Tableau 8.Comparaisons entre les prédictions générales du modèle et les valeurs observées du volume moyen, du volume maximal, du taux de croissance relatif et de l'accroissement moyen annuel.

Espacement (m)	PEP	Années de prédictions	Volume moyen		Volume maximal		Taux de croissance relatif (RGR)		Accroissement moyen annuel (MAI)	
			Δ%	SEP%	Δ%	SEP%	Δ%	SEP%	Δ%	SEP%
1,2	365	5	-14	13	-22	12	-11	20	-17	15
		10	-24	17	-34*[2]	14	0	37	-25	21
		15	-25	19	-36*	16	40	37	-25	25
	Moyenne par année	(r)	-1,2[1] (0,92)	1,3	-1,6 (0,96)	1,1	3 (0,82)	2,5 (0,91)	-1,2 (0,87)	2,3 (0,094)
1,5	373	5	10	11	11	12	7	19	5	10
		10	12	17	1	15	-2	18	9	16
		15	5	16	-10	13	-29*	26	3	16
		20	-6	14	-17	12	-37*	32	-6	15
		25	-12	12	-23	11	-15	21	-11	14
	Moyenne par année	(r)	-0,9 (0,79)	-	-1,5 (-0,98)	-	-2,1 (0,78)	-	-0,6 (0,64)	-
1,8	372	5	4	14	6	15	1	17	-1	13
		10	3	21	10	22	-13	32	0	21
		15	3	21	7	22	-17	27	-3	22
		20	-7	18	-2	16	-15	51	-7	19
		25	-8	16	-5	13	10	41	-7	18
	Moyenne par année	(r)	-0,7 (0,97)	-	-0,7 (0,87)	-	-	1,3 (0,81)	-0,3 (0,70)	0,2
2,1	375	5	-9	12	-5	12	-11	26	-11	13
		10	-14	18	-13	17	-4	22	-16	21
		15	-16	20	-20	18	-2	35	-17	24
		20	-15	20	-18	18	4	43	-15	23
		25	-12	18	-11	17	56	38	-12	21
	Moyenne par année	(r)	-0,5 (0,77)	0,3 (0,67)	-0,7 (0,77)	-	2,8 (0,83)	0,9 (0,82)	-	-
2,4	377	5	-6	10	-7	9	-7	16	-10	11
		10	-14	15	-13	12	0	15	-17	17
		15	-14	18	-8	14	3	26	-16	21
		20	-10	19	-3	14	23	24	-11	21
		15	-3	20	5	14	93*	23	-4	20
	Moyenne par année	(r)	-	0,5 (0,94)	0,2 (0,35)	0,2 (0,87)	2,3 (0,76)	0,5 (0,73)	-	-
3,0	366	5	-7	10	-3	11	-13	24	-13	13
		10	-19	17	-15	16	-12	16	-21	20
		15	-22	18	-20	17	11	15	-24	23
		20	-13	22	-15	20	43	23	-16	26
		25	0	27	-4	23	137*	26	-2	27
	Moyenne par année	(r)	-	0,8 (0,98)	-0,5 (0,50)	0,6 (0,98)	4,4 (0,84)	-	-	0,7 (0,95)

Δ% = prédiction/observation x 100-100
SEP% = erreur type de prédictions en pourcentage de la moyenne à une âge respectif
r = coefficient de corrélation entre Δ% et l'année de prédiction[1]

[1]D'après toutes les années de prédictions.
[2]Seuil de signification fondé sur un test-t (H : observation=prédiction), '*' signifie ($P(t>t_2)\leq 0,05$

Le volume maximal des tiges était enclin à une erreur plus importante (moyenne de 8 %), ce qui constitue essentiellement des prévisions erronées pour un seul arbre. Dans les cinq parcelles, les prédictions s'écartaient de moins de 16 % des maxima observés; dans la sixième parcelle (PEP364), le modèle a surestimé de plus de 25 % la valeur maximale.

Les taux de croissance relatifs (*RGR*) ont été prédits pour une période allant jusqu'à 10 ans, dans une marge maximale de 11 % des valeurs observées. Des erreurs de prédiction beaucoup plus importantes ont été trouvées vers la fin de la période. Toutefois, ces erreurs relatives importantes sont fondées sur des taux de croissance relatifs faibles (du point de vue numérique). Elles signifient que l'âge biologique (dimensions) des arbres ne correspond plus à l'âge chronologique. Compte tenu du brusque déclin du taux de croissance relatif avec l'âge, il faut s'attendre à de telles erreurs relatives à partir de déviations même mineures du volume des tiges. La sensibilité du taux de croissance relatif aux dimensions de l'arbre et à la densité de la parcelle est considérée comme une erreur de prédiction considérable du taux de croissance relatif (moyenne de 18 %).

Les prédictions de l'accroissement moyen annuel (AMA) s'écartaient de moins de 15 % des valeurs observées dans cinq des six parcelles, et nous n'avons généralement pas décelé de tendance vers une augmentation de l'erreur de prédiction dans le temps. L'accroissement moyen annuel prédit pour la sixième parcelle (378) traduisait l'incapacité à décrire les tendances du volume moyen des arbres.

Les écarts-types du volume simulé des tiges, en général, étaient légèrement sous-estimés par les modèles, mais toutes les valeurs observées se trouvaient bien en deçà du double de l'erreur type des prédictions. Toutefois, l'hypothèse $\sigma_{pred} = \sigma_{obs}$, vérifiée à l'aide de la statistique U de Bartlett de l'homogénéité de la variance, ne pouvait être acceptable (à un risque de 5 %) que pendant les 10 premières années de prédictions dans cinq parcelles. Les prédictions faites dans les parcelles espacées de 1,2 m n'ont pas réussi le test, après seulement cinq années. Aucune signification n'a été décelée dans les parcelles 374 et 378.

L'asymétrie de la distribution des fréquences du volume des tiges était significativement positive dans les parcelles espacées de 1,2 à 1,8 m. L'asymétrie prédite différait de façon significative de celle observée dans ces parcelles. Dans les autres parcelles, les résultats du modèle concordaient bien avec les valeurs observées.

L'aplatissement des distributions des dimensions des tiges est resté significativement sous la valeur prévue de 3,0 d'une distribution normale (c'est-à-dire que les courbes des distributions ont un sommet aplati). L'aplatissement a été sous-estimé de façon significative dans les parcelles 364 et 374 à partir de l'âge de 18 ans et plus. Ces statistiques sont toutefois très sensibles et même de très légères modifications de la distribution globale peuvent avoir des effets graves sur l'aplatissement et l'asymétrie.

La figure 11 montre une représentation graphique de la distribution prédite et observée des classes de dimensions du volume des tiges. Seulement deux des distributions prédits différaient de façon significative à un pourcentage de risque de 5 % par rapport aux résultats observés (la parcelle 378 après 20 années de prédictions et la parcelle 376 après 25 années de prédiction. Tests de Kolmogoroff-Smirnov et tests de séquences).

Comparaisons des prédictions générales du modèle et des valeurs observées

La section précédente compare les résultats d'un modèle prédictif individuel portant sur tous les espacements (paramètres $(c_1, ..., c_4)$ mis en commun dans tous les espacements). Des comparaisons avec des données n'ayant pas servi à élaborer le modèle sont établies. Les tendances dans le temps du volume moyen et maximal prédits des tiges reflétaient de façon satisfaisante les effets déjà constatés (voir tableau 1) de l'espacement initial (voir Evert, 1971 à titre de référence). Ainsi, l'augmentation de l'espacement initial (de 1,5 à 3,0 m) a fait doubler le volume moyen des tiges à l'âge de 25 ans et l'a fait tripler à l'âge de 35 ans. L'effet s'est également fait sentir sur le volume maximal des tiges, mais de façon moins marquée; il était environ 50 % plus élevé à un espacement de 3,0 m qu'à un espacement de 1,5 m. Les résultats observés étaient similaires. Les rangs des volumes moyen et maximal des tiges par espacement étaient presque identiques ($r\text{-}_{Spearman} > 0,9$) même après des prédictions de 25 ans.

Des comparaisons des prédictions au niveau des parcelles individuelles et des données «observées» sont présentées graphiquement aux figures 11 à 15 et quantitativement au tableau 8. Il est clair que les prédictions pour les espacements de 4,3 m et de 6,3 m sont sujettes à des erreurs considérables (biais). Ces espacements sont jugés comme étant situés à l'extérieur de la plage des valeurs ayant une importance pratique et les résultats ne justifient pas d'autres analyses.

Les prédictions du volume moyen des tiges étaient, en moyenne, de 9 % inférieures aux valeurs «observées». Une surestimation des taux de croissance relatifs initiaux (*RGR*) est l'explication la plus vraisemblable au comportement du modèle général. Le plus mauvais ajustement se trouvait dans la parcelle espacée de 1,2 m et le meilleur ajustement dans celle qui était espacée de 1,8 m. Les déviations relatives des prédictions par rapport aux valeurs observées atteignaient généralement un maximum après 15 années de prédictions, puis elles étaient stables ou diminuaient. L'accroissement des

déviations relatives, en termes d'années, était inférieur à 1,2 % par année.

Toutefois, elles pouvaient dépasser 25 % si on calculait leur accumulation dans le temps. L'erreur type relative des prédictions (SEP %) diminuait avec la période de prédiction ou atteignait un maximum après 10 à 15 années de prédictions. Aucune des déviations n'était significative au seuil de risque de 5 %, compte tenu d'une erreur moyenne des prédictions d'environ 20 %.

Les prédictions du volume maximal des tiges étaient, en règle générale, légèrement moins bonnes que celles du volume moyen des tiges. Une tendance des prédictions à s'écarter des valeurs observées avec l'accroissement de la période des prédictions a été constatée dans deux parcelles (365 et 373). Seules les prédictions de 10 et 15 ans dans la parcelle espacée de 1,2 m étaient significativement différentes des valeurs observées. Une augmentation annuelle de 1 % de l'écart entre les valeurs obsevées et les valeurs maximales prédites expliquait la majeure partie des divergences. Il est à noter que la prédiction des maxima porte uniquement sur un arbre individuel. De ce point de vue, l'ajustement du modèle est jugé satisfaisant.

Les volumes minimaux prédits des tiges étaient équivalents aux valeurs observées dans toutes les parcelles sauf une (366). Ce résultat était à prévoir, puisque la mortalité était régie par les tables de mortalité et non pas simulée. L'autocorrélation emprisonnant un très petit arbre en situation de non croissance (il n'y avait aucune mortalité dans cette parcelle) était à l'origine de cette divergence dans la parcelle 366. Une simulation du processus de mortalité aurait presque certainement éliminé cet arbre.

Les taux de croissance relatifs (*RGR*) diminuaient avec l'âge dans toutes les parcelles, diminution plus rapide dans les parcelles moins espacées que dans celles qui étaient plus espacées (figure 13). Le taux de croissance relatif servant de «moteur» au modèle de croissance, il est essentiel que les observations soient bien ajustées pour que le modèle donne un bon rendement. Bien que le nombre de déviations négatives soit égal à celui de déviations positives, ces dernières étaient en moyenne de 0,03 % trop élevées dans les six parcelles représentant des espacements de 1,2 à 3,0 m. La surestimation était importante au cours des premières années de prédictions dans les parcelles 365, 373 et 372. Compte tenu des effets cumulatifs que peuvent avoir même de petites erreurs du taux de croissance relatif sur l'accroissement futur en volume et, à son tour, sur les estimations futures du *RGR*, il est évident qu'une erreur relative moyenne de prédiction de 15 % (à l'exclusion des deux erreurs importantes extrêmes relatives) peut être à l'origine du biais de volume décrit précédemment. Notre capacité à prédire le RGR moyen a donné des résultats modérément fructueux, comme le laissent voir les résultats de la dérivation du modèle (voir le tableau 4 et les figures 6 et 7).

L'accroissement moyen annuel (AMA) a atteint un sommet entre l'âge de 33 et de 35 ans dans les parcelles à espacement de 1,5 à 2,4 m. Dans la parcelle espacée de 1,2 m, le maximum était atteint un peu plus tôt, vers l'âge de 25 à 27 ans, comme l'indiquent les données. La récolte de ces arbres à ces âges garantirait la production d'un volume total soutenu maximal de tiges de 12 à 14 m^3 par hectare par année. Les deux parcelles les plus espacées (369 et 385) avaient ateint un AMA respectif de seulement 7 et 3 au moment de la dernière prise de mesures, à l'âge de 35 ans, et ne montraient aucun signe de déclin. Les prédictions de l'AMA suivaient en principe les configurations décrites pour le taux de croissance relatif et le volume moyen des tiges. Nous avons obtenu des prédictions assez précises (déviations inférieures à 20 %) pour les parcelles à espacement de 1,5 m à 2,4 m où les divergences entre les prédictions et les valeurs observées augmentaient d'environ 0,5 % par année (deux parcelles) ou restaient plus ou moins constantes dans le temps (deux parcelles). L'écart entre les prédictions pour la parcelle espacée de 1,2 m et les observations était de 17 à 25 %, avec un biais moyen de 1,2 % par année. Dans la parcelle espacée de 3,0 m, les problèmes que nous avons constatés se situaient au niveau des prévisions à moyen terme (10 à 20 ans). Les erreurs types de prédictions (SEP %) étaient en moyenne d'environ 20 %, présentant une tendance à la hausse dans deux parcelles (365, 366) en fonction de l'accroissement de la période de prédictions. Aucun des écarts de l'accroissement moyen annuel n'étaient significatifs à un seuil de risque de 5 %.

Les écarts-types (σ) des volumes observés et prédits des tiges des parcelles ont d'abord augmenté de façon exponentielle jusqu'à l'âge d'environ 25 ans, augmentation qui s'est poursuivie moins rapidement ensuite. Les écarts-types observés et prédits concordent assez bien, à une exception près. La parcelle 365 espacée de 1,2 m est le seul exemple où les prédictions ont été inadéquates. Les prédictions pour cette parcelle se trouvaient de plus en plus en deçà des valeurs observées avec le temps (déviations significatives après 10 ans de prédictions).

L'asymétrie de la distribution de fréquence des dimensions des volumes des tiges était positive et statistiquement significative dans la parcelle espacée de 1,2 m, à tout âge, et elle était significativement négative dans la parcelle espacée de 2,4 m à partir de l'âge de 23 ans et plus. L'asymétrie (prédite et observée) restait plus ou moins constante dans le temps. Ce n'est que dans la parcelle 377 que nous avons observé un changement soudain, l'asymétrie, légèrement supérieure à 0, prenant une valeur négative d'environ -0,5. Aucune différence significative n'est ressortie d'entre les valeurs observées et prédites dans aucune des parcelles.

L'aplatissement de la distribution de fréquences des dimensions des volumes des tiges était, à tout âge et dans toutes les parcelles, significativement inférieur à 3, ce qui est la valeur prévisible d'une distribution normale (Snedecor et Cochran, 1971). Cela signifie que les distribution ont platycurtiques ou plus hyponormales que la distribution normale. En règle générale, l'aplatissement prédit reflétait bien les valeurs observées. Toutefois, dans les parcelles 365 et 366, certaines des valeurs prédites ne différaient pas de façon significative des observations. L'aplatissement est resté près de zéro dans toutes les parcelles, peu importe leur âge.

Les distributions de fréquence des volumes prédits et observés des tiges par classe de dimensions (écart entre les classes de 0,018 m^3), au moment de l'avant-dernière et de la dernière prises de mesures, sont représentées graphiquement à la figure 15. Outre l'incapacité de prédire des valeurs acceptables pour les parcelles espacées de 4,3 et de 6,0 m, et un écart statistiquement significatif (niveau de risque de 1 %) par rapport à la distribution observée dans la parcelle 366 à l'âge de 30 ans, les autres prédictions concordaient avec l'hypothèse d'absence de différences entre la distribution de fréquence observée et prédite (test : Kolmogoroff-Smirnov, P(obs.=pred.)>0,20). Un test de séquences a révélé que 5 des 12 distributions montrées avaient un surplus significatif d'erreurs unilatérales dans des segments des distributions (c'est-à-dire trop peu de déviations positives et négatives alternées). Les cinq cas étaient les suivants : parcelle 365 (âge de 25 ans), parcelle 372 (âge de 30 ans), parcelle 373 (âge de 35 ans), parcelle 375 (âge de 30 ans) et parcelle 363 (âge de 30 ans). Il est à noter qu'en aucun cas les distributions prédites ne différaient de façon significative des distributions observées aux deux âges présentés.

Les prédictions du nombre de tiges dans une seule classe de dimensions n'étaient pas précises. Les erreurs types de plus de 100 % étaient répandues aux deux extrémités. Des erreurs de 10 à 30 % étaient répandues au centre des distributions. Un test multivarié de l'égalité des deux types de distributions (prédite et observée) est venu corroborer l'hypothèse de l'absence de différences significatives. Comme prévu, les distributions prédites étaient, plus régulières que les distributions observées, quelques fois «irrégulières».

Discussion et conclusions

Les modèles sur le rendement et la croissance des peuplements, fondés sur des hypothèses réalistes relatives aux réactions des arbres à leur environnement (Aikman et Watkinson, 1980; Hardwick, 1987; Perry, 1985; Tait, 1988), conviennent mieux à la prédiction des resultats des différentes solutions d'aménagement que les modèles empiriques. Nous nous sommes servis du fait que les dimensions de l'arbre elles-mêmes sont le meilleur prédicteur de la croissance puisque l'histoire de la compétition qu'a subie l'arbre est intégrée dans ses dimensions actuelles (Ford, 1975; Mitchell-Olds, 1987; Perry, 1985). Cette approche élimine pratiquement toute influence directe de l'âge sur le processus de croissance et réduit le rôle de l'âge en un simple point de référence chronologique. De nouveaux tissus se superposant continuellement à d'autres ou en remplaçant de plus âgés, il est difficile de déterminer l'effet unique de l'âge en lui-même à moins que ne se produise un certain vieillissement physiologique (Duff et Nolan, 1953 et 1958; Hardwick, 1987; Hari et Kellomäki, 1981).

Notre modèle reflète également le passage d'une compétition unilatérale à une compétition bilatérale à mesure qu'augmente la densité du peuplement (voir Brand et Magnussen, 1988). Avant que ne se produise la fermeture du couvert, les arbres sont en competition pour la lumière et ils obteinnent des ressources en proportion de certains aspects de leurs dimensions. Une fois le couvert fermé, lorsque l'indice foliaire et l'assimilation du peuplement ont atteint leur maximum, les sujets qui sont moins grands que les autres obtiennent proportionnellement moins de lumière, d'humidité et d'éléments nutritifs. Ce phénomène renforce les inégalités de dimensions entre les membres de la population (Ford, 1975; Gates, 1980). Les modèles fondés sur les principes des fonctions modifiant la distribution, s'en tenant aux contraintes du rendement total et des dimensions individuelles, ont réussi à prédire la dynamique des distributions des dimensions (Aikman et Watkinson, 1980; Benjamin, 1988; Ford et Diggle, 1981; Gates, 1980; Hann et Ritchie, 1988; Hara, 1984).

Une caractéristique commune à ces modèles est l'utilisation d'un modificateur de croissance (comme notre indice de vitalité 'd') qui sert de lien entre la croissance maximale potentielle et la croissance observée. Ces modificateurs se sont avérés plus faciles à modéliser que la croissance elle-même, grâce à des relations assez simples entre les dimensions et la densité du peuplements. Un autre avantage de ces modificateurs est la facilité d'intégrer, de façon régulière, le processus de mortalité au modèle de croissance. Les arbres en croissance libre sont un point de repère naturel du potentiel de croissance (Assmann, 1970; Evert, 1971; Ford, 1975; Hann et Ritchie, 1988; Horne et collab., 1986; Perry, 1985; Smith et Scott, 1984). La relation linéaire fréquemment citée entre le logarithme de la densité du peuplement et le logarithme des dimensions moyennes de l'arbre comprend aussi implicitement une limite supérieure au taux de croissance et déterminée par les dimensions (Hardwick, 1987; Sterba, 1975; Weller, 1987; Yoda et collab., 1957; Zeide, 1987). Plus la densité tend vers la présence d'un arbre unique, plus les dimensions d'un arbre se rapprochent de façon asymptotique vers une limite supérieure constante. Toutefois, notre incapacité à prédire de façon réaliste la croissance et le rendement dans les parcelles espacées de 4,3 et de 6 m souligne la nécessité de tenir

compte des cas où la compétition n'est pas une force motrice du développement d'un peuplement.

Bien que les modèles de croissance fondés sur le processus de compétition ne permettent pas en eux-mêmes de mieux comprendre de nouveaux aspects biologiques, ils offrent un moyen de vérifier la dynamique hypothétique sous-jacente des populations (Benjamin, 1988; Brand et Magnussen, 1988; Gates, 1980; Mitchell-Olds, 1987). Il convient toutefois de noter que des données similaires peuvent s'ajuster tout aussi bien à plusieurs modèles (Clutter et collab., 1983; Smith et Hann, 1986; Sievänen et collab., 1988; Tait, 1988).

Les effets de la densité sur l'accroissement du volume des tiges sont bien documentés (voir Evert, 1971, pour une liste de références), et des directives sur l'aménagement en fonction de la densité ont été élaborées pour de nombreuses essences (Assmann, 1970; Langsaeter, 1941; Long, 1985; Reineke, 1933; Smith et Brand, 1987). Notre modèle jette les bases d'un cadre approprié à la simulation de diverses possibilités d'espacement inital. En modélisant la croissance individuelle d'un arbre comme une fonction des dimensions de l'arbre et de la densité du peuplement sans égard à la distance, nous contournons les problèmes compliqués que constitue l'établissement des distributions des dimensions à partir des caractères de l'ensemble du peuplement et de l'arbre moyen (Bailey, 1980; Hyink et Moser, 1979; Martin et Ek, 1984). En outre, nous aurons besoin de moins de données pour établir nos prédictions puisque les effets de la compétition sont exprimés sans référence spatiale. Cette indépendance spatiale repose sur l'hypothèse qu'un processus de diffusion moyenne peut adéquatement décrire la compétition (Ford et Diggle, 1981; Hara, 1984). L'analyse spatiale des distributions des dimensions des arbres dans des plantations équiennes ont confirmé que les corrélations négatives globales entre les dimensions des arbres avoisinants ont tendance à masquer des variations considérables au niveau des microsites (Ford, 1975; Ghent et Franson, 1986; Lorimer, 1983; Reed et Burkhar, 1985). Notre modèle a tenu compte de ce type de déviation locale de la moyenne en incluant des erreurs stochastiques.

La vérification de notre modèle dans des stations différentes de celles utilisées lors de nos expériences ferait naturellement augmenter les erreurs de prédiction. Les différences entre les stations peuvent effectivement être le facteur le plus important influençant la croissance et le rendement. Il faudra vraiment effectuer d'autres vérifications du modèle dans diverses stations plantées de pins rouges pour évaluer la nécessité d'ajuster les taux de croissance maximale selon la station et la relation entre l'indice de densité relative et les coefficients de compétition (*a* et *b*). Les applications du modèle seraient grandement limitées s'il fallait recalculer le modèle dans chaque nouvelle station. Les coûts de cet exercice sont prohibitifs. Toutefois, s'il ne faut qu'ajuster le taux de croissance relatif maximal, les perspectives d'une application plus généralisée semblent alors prometteuses.

Notre capacité d'obtenir des prédictions assez précises concernant les paramètres de la distribution des dimensions (σ, γ_1, γ_2) révèle une modélisation réaliste de la dynamique du peuplement dans le temps. Le nombre de classes de dimensions apparaissant dans nos résultats dépasse de loin les exigences pratiques. L'obtention d'un moins grand nombre de classes de dimensions, disons 3 ou 4, indiquerait un meilleur ajustement entre les distributions observées et prédites.

Le taux de croissance relatif est sensible à la compétition, et à ce titre, fait l'objet tout désigné de la modélisation (Aikman et Watkinson, 1980, Benjamin, 1988; Ford, 1981; Ford et Diggle, 1981; Hara, 1984; Perry, 1985). Les effets cumulatifs graves d'un biais (même mineur) des taux de croissance sont son principal inconvénient. Compte tenu de l'erreur considérable de prédiction du taux de croissance relatif d'un arbre, il faut s'attendre à ce qu'il y ait des effets durables sur les prédictions de croissance établies par des modèles s'appuyant sur le taux de croissance relatif. Seule l'influence modératrice de l'indice de densité contient des prédictions qui se situent en deçà des limites acceptables par rapports aux valeurs observées.

Les erreurs des modèles de croissance forestière proviennent de nombreuses sources et leur structure peut être très complexe en raison de covariances spatiales et temporelles (Grégoire, 1987). Peu de modèles fournissent des données suffisantes pour permettre d'établir des inférences sur les erreurs de prédiction. La plupart ne révèlent que le degré d'ajustement du modèle aux données qui ont servi à le dériver. Comme nous l'avons démontré, les erreurs de prédiction provenant de différences entre des peuplements occupant une station donnée peuvent être de 2 à 3 fois plus élevées que les erreurs associées à des prédictions sur un seul peuplement (voir également Reynolds et collab., 1988). Les variations interparcelles de la croissance et du rendement ainsi que de la sensibilité à la compétition (voir la variation interparcelles importante des valeurs prédites pour *a* et *b* pour un indice de densité relative donné) sont les principales sources d'erreurs lorsque les résultats de plusieurs parcelles sont combinés pour former un seul modèle. La simulation offre une solution attrayante à une approche analytique à l'estimation de l'erreur (Ripley, 1987). Les erreurs de prédiction de l'accroissement du volume des tiges de pins rouges et de leur rendement sont souvent considérables, comme prévu, mais elles se comparent avantageusement aux résultats publiés d'autres modèles (Clutter et collab., 1983; Ek, 1974; Grégoire, 1987; Hann et Ritchie, 1988; Mitchell, 1975; Smith, 1983; Smith et Hann, 1986; Smith et Scott, 1984; Tait, 1988).

Nous aurions pu améliorer dans une certaine mesure les erreurs de prédiction de notre modèle en ajustant simultanément les relations apparentées (Khuri et Cornell, 1987; Reed et Green, 1985) au lieu d'avoir recours aux solutions disjointes de la méthode ordinaire des moindres carrés. De plus, une pondération optimisée des données, quant à leur influence sur les prédictions, offre une solution de rechange à notre utilisation de simples solutions de la méthode des moindres carrés et des moyennes arithmétiques. Néanmoins, les inférences relatives aux erreurs seront ultimement jugées par les utilisateurs du modèle (Reynolds et Chung, 1986). Ce n'est que si le modèle entraîne la prise de mauvaises décisions d'aménagement ou si le rendement diffère énormément des attentes que nous serons en mesure de juger de la gravité des erreurs de prédiction. Les inférences statistiques fondées uniquement sur une théorie normale ont peu d'utilité pratique.

Bibliographie

Aikman, D.P.; Watkinson, A.R. 1980. A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. Ann. Bot. 45:419-427.

Alemdag, I.S. 1978. Evaluation of some competition indices for the prediction of diameter increment in planted white spruce. Can. For. Serv., Inf. Rep. FMR-X-108.

Assmann, E. 1970. The principles of forest yield study: Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands. Pergamon Press, Oxford.

Avery, T.E.; Burkhart, H.E. 1983. Forest measurements. McGraw-Hill, 3rd ed.

Bailey, R.L. 1980. Individual tree growth derived from diameter distribution models. Forest Sci. 26: 626-632.

Bailey, R.L.; Dell, T.R. 1973. Quantifying diameter distributions with the Weibull function. For. Sci. 19: 97-104.

Belli, K.L.; Ek, A.R. 1988. Growth and survival modeling for planted conifers in the Great Lakes region. For. Sci. 34:458-473.

Benjamin, L.R. 1988. A single equation to quantify the hierarchy in plant size induced by competition within monocultures. Ann. Bot. 62: 199-214.

Borders, B.E.; Bailey, R.L. 1986. A compatible system of growth and yield equations for slash pine fitted with restricted three-stage least squares. For. Sci. 32: 185-201.

Brand, D.G.; Magnussen, S. 1988. Asymmetric, two-sided competition in even-aged monocultures of red pine. Can. J. For. Res. 18: 901-910.

Buchman, R.G. 1985. Performance of a tree survival model on national forests. North. J. Appl. For. 2: 114-116.

Clutter, J.L. 1963. Compatible growth and yield models for loblolly pine. For. Sci. 9: 354-371.

Clutter, J.L.; Fortson, J.C.; Pienaar, L.V.; Brister, G.H.; Bailey, R.L. 1983. Timber management: A quantitative approach. Wiley and Sons, N. Y.

Drew, T.F.; Flewelling, F.W. 1979. Stand density management: an alternative approach and its application to Douglas-fir plantations. For. Sci. 25:518-532.

Duff, G.H.; Nolan, N.J. 1953. Growth and morphogenesis in the Canadian forest species. I. The control of cambial and apical activity in *Pinus resinosa* Ait. Can. J. Bot. 31: 471-513.

Duff, G.H.; Nolan, N.J.. 1958. Growth and morphogenesis in the Canadian forest species. III. The time scale of morphogenesis at the stem apex of *Pinus resinosa* Ait. Can. J. Bot. 36: 687-706.

Ek, A.R. 1974. Nonlinear models for stand table projection in northern hardwood stands. Can. J. For. Res. 4: 23-27.

Evert, F. 1971. Spacing studies - a review. Can. For. Serv., Inf. Rep. FMR-X-37.

Fishman, G.S.; Moore, L.R. 1982. A statistical evaluation of multiplicative congruential random number generators with modulus (2**31)-1. J. Am. Stat. Assn. 7:129-137.

Ford, E.D. 1975. Competition and stand structure in some even aged plant monocultures. J. Ecol. 63: 311-333.

Ford, E.D.; Diggle, P.J. 1981. Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. Ann. Bot. 48: 481-500.

Gates, D.J. 1980. Competition and skewness in plantations. J. Theor. Biol. 94: 909-922.

Gellert, W.; Küstner, H.; Hellwich, M.; Kästner, H. 1975. The VNR Concise Encyclopedia of Mathematics. Van Nostrand Reinhold Co.

Ghent, A.W.; Franson, S.E. 1986. Changes in mortality and size-class spatial distribution patterns in pre-closure and post-closure conifer plantations. For. Sci. 32: 559-575.

Gregoire, T.G. 1987. Generalized error structure for forestry yield models. For. Sci. 33: 423-444.

Hamilton, G.J. 1969. The dependence of volume increment of individual trees on dominance, crown dimension, and competition. Forestry (Oxf.) 42: 133-144.

Hann, D.W.; Ritchie M.W. 1988. Height growth rate of Douglas-fir: A comparison of model forms. For. Sci. 34: 165-175.

Hara, T. 1984. A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. J. Theor. Biol. 109: 173-190.

Hardwick, R.C. 1987. The nitrogen content of plants and the self-thinning rule of plant ecology: A test of the core-skin hypothesis. Ann. Bot. 60: 439-446.

Hari, P.; Kellomäki, S. 1981. Modelling of the functioning of a tree in a stand. Stud. For. Suec. 160: 39-42.

Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press.

Harrison, P.J.; Stevens, C.F. 1976. Bayesian forecasting. J. Royal Stat. Soc. Serv. B. 38:205-245.

Holdaway, M.R. 1984. Modeling the effect of competition on tree diameter growth as applied in STEMS. USDA Forest Serv., Gen. Tech. Rep. NC-94.

Horne, R.; Robinson, G.; Gwalter, J. 1986. Response increment: A method to analyze thinning response in even-aged forests. For. Sci. 32: 243-253.

Hunt, R. 1982. Plant growth curves: The functional approach. Edward Arnold, London.

Hyink, D.M.; Moser, J.W. Jr. 1979. Application of diameter distributions for yield projection in uneven-aged forests. Pages 906-916 *in* Frayer, W.E., ed. Forest Resource Inventories. Proc. Wkshp. Vol. II, Colorado State Univ., Fort Collins, July 23-26, 1979.

Hyink, M.; Moser, J.W. Jr. 1983. A generalized framework for projecting forest yield and stand structure using diameter distributions. For. Sci. 29: 85-95.

Kent, B.M.; Dress, P.E. 1980. On the convergence of forest stand spatial patterns over time: the cases of regular and aggregated initial spatial patterns. For. Sci. 26: 10-22.

Khuri, A.I.; Cornell, J.A. 1987. Response surfaces. Design and analyses. Marcel Dekker Inc., New York.

Langsaeter, A. 1941. Thinning in even-aged spruce and pine stands. Medd. Nor. Skogforsoksves. 8: 131-216.

Long, J.N. 1985. A practical approach to density management. For. Chron. 61: 23-27.

Lorimer, C.G. 1983. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. For. Ecol. Manage. 6: 343-360.

Magnussen, S. 1986. Diameter distributions in *Picea abies* Karst (L.) described by the Weibull model. Scand. J. For. Res. 1: 493-502.

Martin, G.L.; Ek .A.R. 1984. A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. For. Sci. 30: 731-743.

Mitchell, K.J. 1975. Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. For. Sci. Monograph No. 17.

Mitchell-Olds, T. 1987. Analysis of local variation in plant size. Ecology 68: 82-87.

Perry, D. A. 1985. The competition process in forest stands. Pages 481-506 *in* Cannel, M.G.R.; Jackson, J.E., eds. Trees as crop plants. Institute of Terrestial Ecology, NERC, Huntingdon, UK.

Reed, D.D.; Burkhart, H.E. 1985. Spatial autocorrelation of individual tree characteristics in loblolly pine stands. For. Sci. 31:575-587.

Reed, D.D.; Green, E.J. 1985. A method of forcing additivity of biomass tables when using nonlinear models. Can. J. For. Res. 15:1184-1187.

Reineke, L.H. 1933. Perfecting a stand density index for even-aged forests. J. Agric. Res. 46:627-638.

Reynolds, M.R. Jr.; Burk, T.E.; Huang, W.-C. 1988. Goodness-of-fit tests and model selection procedures for diameter distribution models. For. Sci. 34: 373-399.

Reynolds, M.R. Jr.; Chung, J. 1986. Regression methodology for estimating model prediction error. Can. J. For. Res. 16: 931-938.

Ripley, B.D. 1987. Stochastic simulation. John Wiley and Sons.

Shifley, S.R.; Brand, G.J. 1984. Chapman-Richards growth function constrained for maximum tree size. For. Sci. 30:1066-1070.

Sievänen, R.; Burk, T.E.; Ek, A.R. 1988. Construction of a stand growth model utilizing photosynthesis and respiration relationships in individual trees. Can. J. For. Res. 18:1207-1035.

Smith, V.G. 1983. Compatible basal area growth and yield models consistent with forest growth theory. For. Sci. 29: 279-288.

Smith, N.J.; Brand, D.G. 1987. Compatible growth models and stand density diagrams. Page 636-643 *in* Ek, A.R. *et al.*, eds. Proc. IUFRO Conf. Forest Growth Modelling and Prediction. Vol. 2. USDA Forest Service, Gen. Tech. Rep. NC-120.

Smith, N.J.; Hann, D.W. 1986. A growth model based on the self–thinning rule. Can. J. For. Res. 16: 330-334.

Smith, F.W.; Scott, D.R. 1984. Derivation of a competitive index for individual trees from seasonal growth patterns. Can. J. For. Res. 14: 266-270.

Snedecor, G.W.; Cochran, W.G. 1971. Statistical methods. 6th ed. Iowa Univ. Press.

Sterba, H. 1975. Assmann's Theorie der Grundflächenhaltung und die "Competition-Density-Rule" der Japaner Kira, Ando und Tadaki. Centralbl. Gesamte Forstwes. 92: 46-62.

Stiell, W.M.; Berry, A.B. 1977. A 20-year trial of red pine planted at seven spacings. Can. For. Serv., Inf. Rep. FMR-X-97.

Tait, D.E. 1988. The dynamics of stand development: a general stand model applied to Douglas-fir. Can. J. For. Res. 18: 696-702.

Weiner, J.; Thomas, S.C. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. Oikos 47: 211-222.

Weller, D.E. 1987. Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. Ecology 68: 813-821.

Westoby, M. 1982. Frequency distributions of plant size during competitive growth of stands: the operation of distribution-modifying functions. Ann. Bot. 50: 733-735.

Wykoff, W.R.; Crookston, N.L.; Stage, A.R. 1982. User's guide to the stand prognosis model. USDA Forest. Serv., Gen. Tech. Rep. INT-133.

Yoda, K.; Kira, T.; Hozumi, K. 1957. Intraspecific competition among higher plants. IX. Further analysis of the competitive interaction between adjacent individuals. J. Inst. Polytechnics, Osaka Univ., Ser. D, Biology. 8:161-178.

Zeide, B. 1987. Analysis of the 3/2 power law of self-thinning. For. Sci. 33: 517-537.